JACQUES LOEB
PROFESSORE DI FISIOLOGIA NELL'UNIVERSITÀ DI CALIFORNIA

FISIOLOGIA COMPARATA DEL CERVELLO

E PSICOLOGIA COMPARATA

CON AGGIUNTE ORIGINALI DELL'AUTORE

TRADUZIONE AUTORIZZATA DALL'AUTORE
DI FEDERICO RAFFAELE
PROFESSORE DI ANATOMIA E FISIOLOGIA COMPARATE NELLA R. UNIVERSITÀ DI PALERMO

CON 39 FIGURE NEL TESTO

REMO SANDRON — EDITORE
Libraio della Real Casa
MILANO-PALERMO-NAPOLI

AL

PROFESSOR ERNESTO MACH

PREFAZIONE ALL'EDIZIONE ITALIANA.

Sono ben lieto di offrire ai lettori italiani questo libro d'uno dei più arditi e operosi campioni della moderna fisiologia. E voglio, prima d'ogni altro, ringraziare pubblicamente il prof. J. Loeb, il quale, non soltanto ha con grandissima cortesia facilitato in tutti i modi questa edizione italiana del suo libro, ma ha voluto anche arricchirla di alcune aggiunte originali, che si troveranno alla fine del volume.

Il valore di questo libro credo che stia principalmente nell'influenza ch'esso può avere come stimolo a nuove ricerche e a nuove idee. Già, infatti, ne ho potuto sperimentare l'azione su me stesso, nel mio laboratorio e fra i miei studenti.

Il Loeb ha preso una posizione di combattimento nettamente definita: egli lotta per ridurre i problemi biologici a problemi di fisica e di chi-

mica, con piena fede nella possibilità della soluzione dei più ardui fra essi. Si può pensare quel che si vuole sull'accessibilità della mèta, si può non dividere la fiducia del Loeb, ma non può contestarsi—e questo libro ne è prova—che molti risultati parziali si sono ottenuti nel senso desiderato dal Loeb. Non è certamente col dichiarare a priori *insolubile un problema che si può sperare di risolverlo. È anzi condizione essenziale di progresso che i giovani si abituino a considerare come solubili i problemi scientifici col metodo scientifico. Non può esser dubbio, che un problema di biologia, in quanto è problema scientifico, debba esser trattato con lo stesso metodo e con la medesima disposizione di spirito come un problema di fisica o di chimica, prescindendo da qualsiasi pregiudizio o preconcetto.*

Le discipline biologiche vanno sempre più diffondendosi e attirano cultori da ogni parte; perfino i letterati e i teologi discutono, bene o male che sia, di questioni biologiche. E ben vengano tutti a cooperare al progresso della biologia, quale che sia la loro fede o la tendenza del loro spirito; a un patto però: ch'essi vogliano e sappiano spogliarsi d'ogni preconcetto e abbracciare senza esitazioni nè limitazioni il metodo obbiettivo d'in-

dagine. I fenomeni della vita, come tutti i fenomeni naturali, in quanto formano oggetto di ricerca scientifica, debbono essere studiati al di fuori d'ogni credenza sacra o profana e d'ogni sistema filosofico.

Le ipotesi e le interpetrazioni provvisorie sono inevitabili, e riescono utilissime talvolta pel progresso delle scienze, ma, se vengono accettate come soluzioni definitive dei problemi, rendono impossibile ogni ulteriore progresso.

Nel campo della fisiologia del sistema nervoso più, forse, che altrove—e non è difficile intenderne la ragione—è necessario stare in guardia contro le invasioni di siffatte tendenze antiscientifiche; e questo libro mira appunto a combatterle.

Nella traduzione che ne ho fatta, mi sono sforzato di attenermi, quanto più fedelmente ho potuto, al testo originale, evitando con ogni cura di aggiungervi o toglervi sia pure una sillaba. Mi sono a bella posta astenuto da ogni nota o commento, eccetto che in un caso in cui mi risultava erronea una citazione. Ciò non vuol dire, naturalmente, che io, pur dividendo in massima il modo di vedere del Loeb, accetti senza restrizione tutte le sue conchiusioni.

Anzi, sebbene io voglia limitarmi al solo e modesto còmpito di traduttore, non so astenermi dall'esprimere qualche dubbio intorno alla validità dell'affermazione che la coscienza sia un' espressione metafisica e che essa si possa senz'altro sostituire col concetto della memoria o isteresi associativa. Riconosco la grande utilità di questo concetto nell'interpetrazione dei meccanismi psicologici e l'estesa applicazione di cui è capace; ma non mi pare che esso possa mai comprendere tutto ciò che noi includiamo nel concetto di coscienza. Il quale, lungi dall'essere puramente metafisico, è un concetto cui noi arriviamo con la nostra esperienza quotidiana. Che i processi della memoria associativa siano i fattori dei nostri stati di coscienza non mi pare discutibile; ma com'essi ci possano spiegare gli stati di coscienza, confesso di non saper vedere. Il punto più oscuro del problema mi pare non stia già nella natura dei processi associativi, come non sta nel meccanismo della ricezione degli stimoli e delle reazioni ch'essi determinano; ma sibbene nel fatto, innegabile, che noi ci «rendiamo conto» in molti casi di tali processi. Un esempio solo valga a precisare quest'osservazione. La sensazione del dolore è, credo, un fatto innegabile. Ora noi possiamo stabilire con

sodisfacente precisione le condizioni necessarie e sufficienti perchè una tal sensazione si produca, ma con ciò non avremo saputo che cosa è la sensazione di dolore di cui abbiamo perfetta «coscienza». Ciò significa soltanto, direbbe il Mach, e con lui forse il Loeb, che il problema è mal posto. E sia: ma mostrateci allora come bisogna impostarlo! E soprattutto non si dimentichi il saggio ammonimento del Loeb: che non dobbiamo contentarci di spiegazioni puramente verbali!

In ogni caso credo che le idee del Loeb e quelle del Mach, cui questo libro è dedicato, meritino un attento esame e possano suscitare discussioni feconde. Sarebbe dunque desiderabile che questa edizione italiana trovasse molti lettori, non pure fra i cultori delle discipline biologiche, ma fra coloro che si occupano di questioni psicologiche e filosofiche nel senso più ampio della parola, e fra le persone desiderose di cultura in generale.

Per renderne la lettura più facile a ogni specie di lettori, ho creduto opportuno di aggiungere, nell'indice alfabetico posto in fine, alcuni schiarimenti intorno a certe espressioni che mi pareva potessero riescire oscure a chi non abbia già una certa dimestichezza con le cose di cui è parola nel libro.

Naturalmente queste spiegazioni sono poche e succinte e redatte in forma molto elementare; chi volesse saperne di più dovrà ricorrere ai trattati speciali.

Palermo, Istituto d'Anatomia comparata,
Marzo 1907

FEDERICO RAFFAELE.

PREFAZIONE ALL'EDIZIONE INGLESE.

Questo libro vuol essere una breve introduzione alla fisiologia comparata del cervello e del sistema nervoso centrale.

Finora la fisiologia è stata in sostanza la fisiologia dei Vertebrati. Ora, io credo che una più larga base sia necessaria per stabilire le leggi dei fenomeni della vita. Questa base possiamo trovarla soltanto in una fisiologia comparata, che abbracci tutte le classi del regno animale. L'esperienza da me fatta nel corso di fisiologia comparata svolto a Wood's Holl mi sembra dimostrare che il tramite più conveniente per passare dalla vecchia fisiologia alla fisiologia comparata sia la fisiologia del sistema nervoso centrale.

La fisiologia del cervello è stata inutilmente complicata dai metafisici, i quali in ogni tempo si sono ingeriti nell'interpretazione delle funzioni cerebrali, introducendovi concetti metafisici come quelli di anima, coscienza, volontà ecc. Còmpito del fisiologo dev'essere in parte quello di sostituire

processi fisiologici reali *a siffatti concetti inadeguati. Il professor Ernesto Mach, di Vienna, cui è dedicato questo libro, fu primo a stabilire i principii generali d'una scienza antimetafisica.*

Alla fine d' ogni capitolo ho aggiunto un elenco dei principali lavori di cui mi sono giovato. Sebbene tutt'altro che completa, questa bibliografia può servire di guida al principiante che voglia addentrarsi nello studio dei soggetti trattati.

Il libro fu pubblicato prima in tedesco e poi tradotto da Anna Leonard Loeb in inglese. Molti cambiamenti vi sono stati introdotti e perchè dopo l'edizione tedesca molti nuovi fatti sono venuti a nostra conoscenza, e perchè mi è parso opportuno di formulare in maniera più precisa il mio punto di vista antimetafisico.

Debbo ringraziare varii amici che mi sono stati larghi di utili suggerimenti e, prima fra tutti, la Signorina Anna Moore, mia allieva.

UNIVERSITÀ DI CHICAGO,
1 Ottobre, 1900

JACQUES LOEB.

INDICE DEI CAPITOLI

CAPITOLO X.

CAPITOLO XI.

CAPITOLO XII.

CAPITOLO XIII.

CAPITOLO XIV.

CAPITOLO XV.

CAPITOLO XVI.

CAPITOLO XVII.

CAPITOLO XVIII.

CAPITOLO XIX.

ERRATA - CORRIGE.

Errori	Correzioni
Pag. 16 r. 14 in un punto luminoso della retina.	in un punto della retina
» 22 r. 1 ritmiche.	ritmiche (2).
» 52 r. 22 avvelenata.	ubbriaca
» 71 r. 16 (bibliografia).—*of Smell. In*	*of Smell in*
» 78 r. 21 cocciniglie	coccinelle
» 81, spiegaz. della fig. 19: una traversa AA nell' acquario BB.	una traversa BB nell'acquario AA.
» 98 fig. 24. prodotta	prodotte
» 100 » 26. *s.* Ganglio	*o.* Ganglio
» 126 r. 23 la stagione calda	l'epoca del calore
» 129 r. 12 continuerà e	continuerà a
» 134 r. 18 abbastanzanza	abbastanza
» 134 r. 20 respirare	funzionare
» 146 r. 21 tentativi di fuga	tentativi di volo
» 149 r. 26 del nuoto.	del nuoto, come sostiene il Faivre.
» 167 r. 3 del	dal
» 169 r. 24 eseguito.	eseguito ».
» 191 r. 28 (bibliografia). S., 39	P. 39.
» 195 r. 3 cambiamenti chimici	cambiamenti fisici o chimici
» 210 r. 15 intossicata	ubbriaca
» 212 r. 14 cautamente	costantemente
» 219 r. 26 superficei	superficie
» 222 r. 25 pelle e gli occhi	pelle o gli occhi
» 228 r. 6 *Porthesia chysorrhoea*	*Porthesia chrysorrhoea*
» 242 r. 2 (bibliografia) (3) 1899	1890
» 259 r. 6 interessi	interessi
» 265 r. 13 altri.	altri (2, 3).
» 279 r. 26 forono	furono
» 300 r. 26 na	una
» 302 (nota 2, 4) dito.	dito (13).
» 316 r. 25 scompaiono.	scompaiono, e così gli uditivi asportando i lobi temporali.
324-25 r. 26-1 posteiori.	posteriori.

INTRODUZIONE ALLA
FISIOLOGIA COMPARATA DEL CERVELLO.

CAPITOLO I.

DI ALCUNI FATTI E CONCETTI FONDAMENTALI CONCERNENTI LA FISIOLOGIA COMPARATA DEL SISTEMA NERVOSO CENTRALE.

1. Per renderci conto di certi fenomeni complessi conviene risolverli, mediante un procedimento analitico, nei loro componenti semplici, elementari. Se ci domandiamo quali sono i componenti elementari nella fisiologia del sistema nervoso centrale, dobbiamo rivolgere la nostra attenzione a una classe di processi cui si dà il nome di riflessi. Un riflesso è una reazione determinata da uno stimolo esterno, la quale si manifesta con un movimento coordinato; come per esempio l'abbassarsi delle palpebre quando la congiuntiva è tocca da un corpo estraneo, o il restringersi della pupilla sotto l'azione della luce. In ciascuno di questi casi si producono certi cambiamenti nelle

terminazioni nervose sensitive, i quali hanno per conseguenza un cambiamento nelle condizioni dei nervi. Questo cambiamento si propaga al sistema nervoso centrale; da questo passa ai nervi motori e va a terminare nelle fibre muscolari provocandone la contrazione.

È questo passaggio dalla parte stimolata al sistema nervoso centrale e il ritorno da questo ai muscoli periferici, che si dice un riflesso. Nella fisiologia è andata sempre più accentuandosi la tendenza a far dei riflessi il fondamento dell'analisi delle funzioni del sistema nervoso centrale, e per conseguenza si è attribuita una grande importanza ai processi con cui quelli si esplicano e ai meccanismi occorrenti.

La parola riflesso suggerisce il paragone tra il midollo spinale e uno specchio. Gli stimoli sensorii, si credette, sarebbero riflessi dal midollo spinale ai muscoli; onde la distruzione del midollo spinale renderebbe impossibile il riflesso, proprio come la rottura dello specchio impedisce la riflessione della luce. Ma questo paragone del riflesso nel sistema nervoso centrale con la riflessione della luce ha perduto da tempo qualsiasi significato; e oramai pochi sono i fisiologi che usando la parola riflesso ne ricordano il significato primitivo. Il concetto di riflesso è andato modi-

ficandosi e includendo sempre più il carattere di *finalità* propria di molti movimenti riflessi. Il chiudersi delle palpebre e il restringersi della pupilla sono atti di grande utilità; infatti nell'un caso la cornea vien protetta dall'urto d'un corpo estraneo, nell'altro la retina dalle conseguenze nocive d'una luce troppo intensa. Un altro notevole carattere di tali riflessi è stato anche messo in rilievo. I movimenti prodotti sono così perfettamente disposti e coordinati, che essi sembrano divisati ed eseguiti da un'intelligenza operante. Tuttavia, quando vediamo una rana decapitata spazzar via dalla sua pelle una goccia d'acido acetico, sentiamo il bisogno d'un'altra spiegazione.

Un eminente psicologo ha sostenuto che i riflessi debbono considerarsi come gli effetti meccanici di atti volitivi di generazioni precedenti. La cellula ganglionare sembra il solo luogo dove simili effetti meccanici potrebbero venire accumulati. Essa è stata pertanto ritenuta come l'elemento più essenziale del meccanismo riflesso, mentre le fibre nervose sono considerate, e probabilmente con ragione, come semplici conduttori.

Tanto gli autori che esaltano la finalità dell'atto riflesso, quanto quelli che vi vogliono vedere un semplice processo fisico, hanno invariabilmente conside-

rata la cellula ganglionare come la sede principale delle strutture occorrenti per i complessi movimenti coordinati nell' atto riflesso.

Come un qualunque altro fisiologo, anche io non avrei posto in dubbio la giustezza di questa concezione, se non fosse assodato che gli animali e le piante reagiscono in modo identico verso la luce; ciò rende insostenibile quel modo di vedere e ci offre al tempo stesso una diversa interpetrazione dei riflessi. Un riflesso tipico è quello della farfalla che va a bruciarsi nella fiamma. La luce stimola gli organi di senso periferici, lo stimolo vien trasmesso al sistema nervoso centrale e da questo ai muscoli delle ali, i quali fanno volare la farfalla nella fiamma. Questo riflesso coincide in tutto e per tutto con gli effetti eliotropici della luce sugli organi delle piante.

Dappoichè le piante non hanno nervi, questa identità dell'eliotropismo dell'animale e della pianta non può spiegarsi che in un modo solo — questi effetti eliotropici debbono, cioè, dipendere da condizioni comuni agli animali e alle piante. Alla fine del mio libro sull'eliotropismo espressi questa idea con le seguenti parole: « Abbiamo veduto che, nel caso degli animali provvisti di nervi, i movimenti d'orientazione verso la luce sono regolati dalle medesime condizioni esterne e dipendono, allo stesso modo, dalla forma

esterna del corpo come nel caso delle piante che non posseggono nervi. Questi fenomeni eliotropici non possono dipendere dunque da qualità specifiche del sistema nervoso centrale (1) ». D'altra parte è stata mossa l'obiezione, che la distruzione delle cellule ganglionari interrompe il riflesso. Ma questo argomento non è valido, attesochè negli animali superiori l'arco riflesso nervoso costituisce il solo ponte protoplasmatico fra gli organi di senso periferici e i muscoli. Distruggendo le cellule ganglionari del sistema nervoso centrale, noi veniamo ad interrompere la continuità della conduzione protoplasmatica tra la superficie del corpo e i muscoli e rendiamo così il riflesso impossibile. Dal momento che i cilindrassi dei nervi e le cellule ganglionari non sono altro se non formazioni protoplasmatiche, ci è lecito di cercarvi soltanto qualità protoplasmatiche generali, fino a quando troveremo che i fenomeni non possono spiegarsi con quelle sole.

2. Un'altra obiezione è stata mossa. Sebbene, si è detto, questi riflessi si manifestino nelle piante prive di sistema nervoso, pure, negli animali in cui esistono le cellule ganglionari la loro esistenza medesima implica in esse la presenza di speciali meccanismi riflessi.

Era pertanto necessario di ricercare se non vi fos-

sero animali in cui l'esistenza di riflessi coordinati persistesse dopo la distruzione del sistema nervoso centrale. Un tal fenomeno poteva aspettarsi soltanto in quelle forme in cui è possibile una trasmissione diretta degli stimoli dalla pelle ai muscoli, oltre a quella che avviene attraverso l'arco riflesso. Ciò si verifica, per esempio, nei vermi e nelle ascidie. E infatti mi riuscì di dimostrare che nella *Ciona intestinalis* i complicati riflessi persistono anche dopo l'asportazione del sistema nervoso centrale (2).

La fisiologia comparata mette dunque in evidenza il fatto che, l'irritabilità e la conduttività sono le sole condizioni essenziali per i riflessi, e l'una e l'altra sono qualità comuni ad ogni protoplasma. Le parti irritabili della superficie del corpo e la disposizione dei muscoli determinano il carattere dell'atto riflesso. L'idea che il sistema nervoso centrale, o le cellule ganglionari, sieno apparecchi indispensabili nel meccanismo del riflesso non può sostenersi. Ma dobbiamo perciò arrivare alla conchiusione che i nervi siano organi superflui ed inutili? Certamente no. La loro importanza sta nell'essere essi dei conduttori più rapidi e più sensibili di quel che non sia il protoplasma indifferenziato. Grazie a queste proprietà dei nervi, un animale riesce a meglio adattarsi alle mutevoli condizioni di quel che potrebbe se non avesse nervi.

E un siffatto potere d'adattamento è di assoluta necessità per gli animali che menano vita libera.

3. Alcuni autori attribuiscono a tutti i riflessi una base psichica; ma la maggioranza degli osservatori spiega in tal maniera soltanto un dato gruppo di riflessi, i così detti « istinti ». Degl'istinti si sono date varie definizioni; ma, comunque sia formulata la definizione, essa sembra implicare sempre il concetto che gl'istinti sieno dei riflessi ereditati e tali, pel loro carattere complesso e per la loro spiccata finalità, che non potrebbero immaginarsi altrimenti prodotti se non dall'intelligenza e dall'esperienza. A questa classe di riflessi appartiene l'abitudine che hanno certi insetti di deporre le loro ova sulle sostanze di cui poi dovranno alimentarsi le larve. Quando pensiamo che la mosca non si cura più in alcun modo delle ova dopo di averle deposte, non possiamo non esser compresi di meraviglia all'apparente sollecitudine della natura per la conservazione della specie.

Come possiamo immaginare che gli atti di questo insetto sieno determinati, senza ammettere misteriosi apparecchi, che possono aver sede solamente nelle cellule ganglionari? Come potremmo spiegarci la ereditarietà di siffatti istinti, ammettendo che le cellule ganglionari sieno semplicemente dei conduttori di stimoli?

E infatti con le vedute antiche era impossibile di

arrivare a elaborare una meccanica degl'istinti o a spiegarne in maniera semplice l'ereditarietà; ma il nostro modo di concepirli rende possibile una spiegazione. Tra gli elementi che compongono questi istinti complicati, i tropismi (eliotropismo, chimiotropismo, geotropismo, stereotropismo) hanno una grande importanza. Questi tropismi sono identici per gli animali e per le piante. Essi si spiegano con la irritabilità specifica di certi elementi della superficie del corpo e con i rapporti di simmetria del corpo. Gli elementi simmetrici della superficie del corpo hanno la stessa irritabilità; gli elementi non simmetrici hanno diversa irritabilità. Quelli più prossimi al polo orale hanno un'irritabilità maggiore di quelli più prossimi al polo aborale. Queste condizioni costringono un animale a orientarsi in maniera, che i punti simmetrici della superficie del corpo sieno stimolati egualmente. Così gli animali, senza che intervenga la loro volontà, sono spinti o verso la sorgente dello stimolo, o in direzione opposta. La cellula ganglionare non ha, in questo caso, altra funzione che quella di condurre lo stimolo, e questa funzione può essere disimpegnata da qualsiasi protoplasma.

Perchè gl'istinti sieno ereditari è soltanto necessario che l'ovo contenga certe sostanze atte a determinare i varii tropismi, e le condizioni atte a pro-

durre la simmetria bilaterale. Il mistero in cui si è voluto avvolgere la cellula ganglionare, non soltanto ha impedito di veder chiaro in simili processi, ma è stato di ostacolo alla ricerca d'una spiegazione plausibile.

È evidente che non esiste una netta linea di separazione tra riflessi e istinti. Noi vediamo negli autori una preferenza a usare la parola riflesso nei casi in cui si tratta della reazione di singole parti, o organi di un animale a stimoli esterni; laddove si suole piuttosto chiamare istinto la reazione dell'animale come tutto (come avviene nel caso dei tropismi).

4. Se il meccanismo di molti istinti si spiega mediante tropismi comuni agli animali e alle piante, e se il significato delle cellule ganglionari sta soltanto, come in tutti i riflessi, nella loro facoltà di condurre gli stimoli, ci vien fatto di domandarci quali circostanze determinino i movimenti coordinati nei riflessi, soprattutto in quelli più complicati. Un tempo si cercava di rispondere a questo quesito con l'ammettere l'esistenza di apparecchi complessi, ma ignoti e forse anche inconoscibili, nelle cellule ganglionari. Rinunziando a una tale ipotesi, siamo tenuti a dichiarare quali sieno le condizioni atte a determinare la coordinazione propria dei movimenti riflessi. Gli esperimenti sul galvanotropismo animale hanno dimostrato

che deve esservi un rapporto semplice tra l'orientazione di certi elementi motori nel sistema nervoso centrale e la direzione dei movimenti del corpo determinata dall'attività di quegli elementi. In ciò si ha forse un fondamento razionale per le ulteriori ricerche sui movimenti coordinati.

5. Anche nei movimenti spontanei dobbiamo negare alle cellule ganglionari qualsiasi significato specifico, al modo istesso come lo abbiamo negato nel caso dei semplici riflessi e degl'istinti. Noi diciamo movimenti spontanei quelli che sono in apparenza determinati da condizioni interne d'un sistema vivente. A rigore, nessun movimento d'un animale è determinato esclusivamente da condizioni interne; chè l'ossigeno atmosferico e una data temperatura o dati limiti di temperatura sono pur sempre necessari a mantenere l'attività per un certo periodo di tempo.

Conviene distinguere tra spontaneità semplice e spontaneità cosciente. Nella spontaneità semplice dobbiamo considerare due sorte di processi, cioè, processi spontanei aperiodici e processi spontanei ritmici o automatici. I processi ritmici sono importanti nel nostro caso. A tale categoria appartengono la respirazione e la pulsazione del cuore. I movimenti respiratorî stanno lì a dimostrare, senza possibile dubbio, che l'attività automatica può essere originata nelle cellule

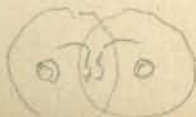
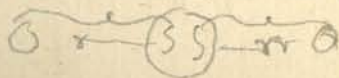
gangliouari, e da ciò si è voluto conchiudere che tutti i movimenti automatici sono dovuti a particolari strutture delle cellule gangliouari. Tuttavia, recenti ricerche hanno trasportato il problema delle contrazioni spontanee ritmiche dal campo della morfologia in quello della fisica chimica. Le qualità particolari di ciascun tessuto sono in parte dovute alla presenza di certi ioni (Na, K, Ca, e altri) in proporzioni determinate. Se queste proporzioni vengono alterate, un tessuto può acquistare delle proprietà che esso normalmente non possiede. Se nei muscoli dello scheletro si aumentano i ioni di sodio e si diminuiscono quelli di calcio, i muscoli divengono capaci di contrazioni ritmiche come il cuore. È soltanto la presenza dei ioni di calcio nel sangue, che impedisce che i muscoli del nostro scheletro pulsino ritmicamente. Poichè i muscoli non posseggono cellule ganglionari, è certo che la facoltà della contrazione spontanea ritmica non può esser dovuta a caratteri morfologici specifici delle cellule ganglionari, ma bensì a date condizioni chimiche che non sono necessariamente limitate alle cellule ganglionari (3). La coordinazione propria ai movimenti automatici è stata spesso spiegata invocando l'esistenza d'un « centro di coordinazione », cui si attribuisce una specie di potere regolatore che obblighi i diversi elementi a muoversi nell'ordine vo-

luto. Ma osservazioni fatte sugli animali inferiori han dimostrato che la coordinazione dei movimenti automatici è dovuta al fatto che l'elemento che pulsa più rapidamente costringe gli altri a pulsare col medesimo ritmo. La spontaneità aperiodica, anche meno di quella ritmica, deve ritenersi una funzione specifica delle cellule ganglionari. Le spore ciliate delle alghe, pur non possedendo cellule ganglionari, manifestano una spontaneità eguale a quella di animali muniti di cellule ganglionari.

6. Fin qui non abbiamo ancora toccato il problema più importante della fisiologia, quello cioè dei meccanismi che dànno origine al complesso di fenomeni che diciamo psichici o coscienti. Il nostro modo di procedere deve essere quello stesso che abbiamo seguito quando si trattava degl'istinti e dei riflessi. Noi dobbiamo ricercare i processi fisiologici elementari che costituiscono il fondamento dei complessi fenomeni della coscienza. Alcuni fisiologi e psicologi ritengono che un elemento essenziale dell'atto psichico sia la sua finalità. Se un animale o un organo reagisce come farebbe un uomo ragionevole sotto date condizioni, costoro dichiarano che siamo in presenza di un fenomeno di coscienza. Con tale criterio molti riflessi, e specialmente gl'istinti, sono considerati quali funzioni psichiche.

Si è perfino attribuita una coscienza al midollo spinale, perchè molte delle sue funzioni hanno uno scopo determinato. Nei capitoli seguenti vedremo che molte di tali reazioni sono semplici tropismi, che possono incontrarsi sotto la medesima forma anche nelle piante. Le piante dovrebbero adunque avere una vita psichica; e, argomentando allo stesso modo, la dovremmo attribuire anche alle macchine, dappoichè i tropismi dipendono esclusivamente da semplici disposizioni meccaniche. In ultima analisi arriveremmo a dotare le molecole e gli atomi di facoltà mentali.

A farci rinunziare a una simile interpetrazione basta il solo fatto, che i fenomeni dello sviluppo embrionale e dell'organizzazione in generale mostrano un carattere di finalità, che può essere perfino più accentuato che non quello di qualsiasi atto riflesso, istintivo o cosciente. Eppure noi non crediamo che i fenomeni dello sviluppo sieno dovuti a una coscienza. D'altro canto i fisiologi, che hanno riconosciuto l'insostenibilità di siffatte speculazioni metafisiche, hanno ritenuto che l'unica via sia quella di abbandonare la ricerca dei meccanismi costituenti la base della coscienza, e limitarsi allo studio dei risultamenti delle operazioni eseguite sul cervello. Ciò vuol dire buttar via il grano col loglio. L'errore dei metafisici non sta nel fatto che essi si occupano dei pro-

blemi fondamentali, ma negli erronei metodi di ricerca e nel sostituire ch'essi fanno un giuoco di parole a una spiegazione basata sui fatti. Se la fisiologia cerebrale abbandona il suo problema fondamentale, cioè la scoperta di quei processi elementari che rendono possibile la coscienza, essa rinunzia senz'altro alle migliori possibilità sue. Ma per ottenere buoni risultati debbono evitarsi gli errori dei metafisici e le spiegazioni esser fondate sui fatti e non sulle parole. Il metodo da usarsi dovrebb' essere per la psicologia animale lo stesso che per la fisiologia del cervello. Esso dovrebbe consistere nel renderci esatto conto del processo fondamentale che occorre come componente elementare in tutti i fenomeni psichici. *Questo processo, secondo la mia opinione, è l'attività della memoria associativa o dell'associazione.* La parola coscienza è semplicemente un termine metafisico per quei fenomeni che sono determinati dalla memoria associativa. Per memoria associativa io voglio intendere quel meccanismo grazie al quale uno stimolo produce non soltanto gli effetti dovuti alla sua natura e alla struttura specifica dell'organo irritabile, ma anche gli effetti di altri stimoli che, in epoche passate, agirono sull'organismo simultaneamente o quasi simultaneamente al detto stimolo (4). Se un animale può essere ammaestrato, se esso può imparare, ciò

vuol dire che esso possiede una memoria associativa. Servendoci di questo criterio possiamo dimostrare che gl'infusorii, i celenterati e i vermi non hanno la più piccola traccia di memoria associativa. Può affermarsi invece, con le prove alla mano, che in certi gruppi di insetti (per esempio nelle vespe) esiste una memoria associativa. È relativamente facile il ricercare quali rappresentanti delle varie classi animali posseggono una memoria associativa e quali ne sono privi. Il nostro criterio potrebbe pertanto riescire di grande utilità nello sviluppo della psicologia comparata.

7. Questo criterio mette un termine all'idea metafisica che tutta la materia e per conseguenza tutto il mondo animale sia dotato di coscienza. Noi siamo invece condotti alla teoria, che soltanto certe specie di animali posseggono la memoria associativa e quindi la coscienza, e che questa si manifesta soltanto quando essi hanno raggiunto un certo grado del loro sviluppo ontogenetico.

Ciò risulta evidente dall'essere la memoria associativa in stretta dipendenza da certe disposizioni meccaniche, che si ritrovano solamente in alcuni animali e solamente quando questi hanno raggiunto un certo grado di sviluppo.

È noto che taluni vertebrati perdono ogni facoltà

di memoria associativa quando vengono privati degli emisferi cerebrali, e che, d'altra parte, quei vertebrati in cui la memoria associativa manca o esiste in grado minimo (come lo squalo o la rana), non mutano o mutano poco nelle loro reazioni dopo la perdita degli emisferi cerebrali; e questi fatti comprovano le nostre affermazioni.

Che soltanto certi animali posseggano le disposizioni meccaniche necessarie alla memoria associativa, epperò alla coscienza metafisica, non dee sembrarci più strano del fatto che soltanto certi animali posseggono le disposizioni meccaniche necessarie a riunire i raggi, che partono da un punto luminoso, in un punto luminoso della retina. La liquefazione d'un gas ci fornisce l'esempio d'un subitaneo cambiamento di condizioni dovuto al cambiare d'una variabile; non è dunque sorprendente che avvengano cambiameuti subitanei nello sviluppo ontogenetico e filogenetico di organismi, in cui tante sono le variabili che possono cambiare, e quando riflettiamo alla facilità con cui le sostanze colloidi cambiano di stato.

Diviene da ciò evidente che la grande scoperta da farsi nel campo della fisiologia del cervello e della psicologia sta appunto nel rivelare il meccanismo della memoria associativa. Ma è al tempo stesso evidente

che questo meccanismo non può esserci svelato con metodi istologici, o con operazioni sul cervello, o misurando i tempi di reazione. Noi dobbiamo rammentarci che tutti i fenomeni vitali sono dovuti in ultima analisi a movimenti o cambiamenti occorrenti nelle sostanze colloidi. Si tratta di sapere quali peculiari caratteri delle sostanze colloidi rendono possibile il fenomeno della memoria associativa. Per risolvere questo problema dobbiamo combinare l'esperienza della fisica chimica con quella della fisiologia del protoplasma. Dalle medesime fonti dobbiamo aspettarci la soluzione degli altri problemi fondamentali della fisiologia del cervello, di quelli cioè che riguardano il processo della trasmissione degli stimoli.

BIBLIOGRAFIA:

1. LOEB, J. *Der Heliotropismus der Thiere und seine Uebereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen*, Würzburg, 1890. (Una nota preliminare su questi esperimenti apparve nel Gennaio 1888).

2. LOEB, J. *Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Thiere*, II., Würzburg, 1892.

3. LOEB, J. In *American Journal of Physiology*, vol. III., p. 327 e 383, 1900.

4. LOEB, J. *Beiträge zur Gehirnphysiologie der Würmer*. In *Pflüger's Archiv*, vol. LVI, 1894.

CAPITOLO II.

IL SISTEMA NERVOSO CENTRALE DELLE MEDUSE. — ESPERIMENTI SULLA SPONTANEITÀ E LA COORDINAZIONE.

1. Alcuni esperimenti sulle meduse ci forniscono un'ottima occasione per analizzare le condizioni occorrenti per la spontaneità e per la coordinazione e per decidere se questi fenomeni dipendano oppur no da cellule ganglionari. La subumbrella delle meduse possiede un sottilissimo strato di fibre muscolari, che si contraggono ritmicamente. La loro contrazione diminuisce la capacità della campana natante spingendone fuori l'acqua; così, in conseguenza della spinta indietro, l'animale procede innanzi.

Per quel che riguarda il sistema nervoso dobbiamo far distinzione fra due classi di meduse: una, le Idromeduse (Hydroidea, fig. 1) e l'altra le Acalefe, uno dei cui rappresentanti (*Aurelia aurita*, fig. 2) è abbastanza noto anche ai profani. Il sistema nervoso delle Idromeduse consiste in un doppio anello nervoso sito lungo l'orlo dell'ombrella (*d*, fig. 1). L'anello nervoso superiore forma un nastro schiacciato

nell'ectoderma (epitelio esterno del corpo), ed è fatto di sottili fibre e di cellule ganglionari. L'anello nervoso inferiore consta di fibre più spesse e cellule ganglionari più numerose ed è unito a quello superiore da fibre nervose. Oltre a questo doppio anello, detto il sistema nervoso centrale, esiste un sistema nervoso periferico, un plesso, cioè, ossia una rete fatta di nervi con cellule ganglionari sparse qua e là, il quale si estende su tutta la superficie della subumbrella (cioè la superficie *interna* dell'ombrella o campana) (*b*, fig. 1), tra l'epitelio esterno e lo strato muscolare. La parte convessa dell'ombrella è fatta d'una massa gelatinosa non contrattile, nella quale non si trovano elementi nervosi.

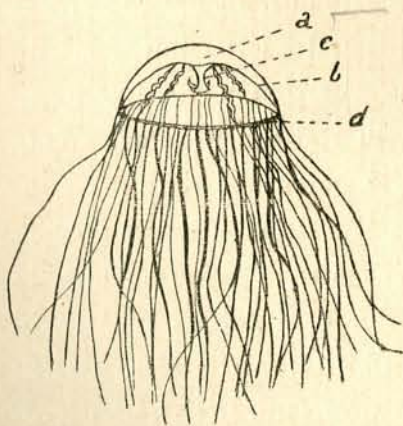



Fig. 1. Idromedusa (Gonionema vertens).
a, ombrella; *b*, subumbrella con i muscoli; *c*, manubrio; *d*, margine della campana natante con l'anello nervoso.

Le meduse Acalefe (fig. 2) non posseggono un anello nervoso continuo, ma un certo numero di centri nervosi separati (S. fig. 2) lungo il margine dell' ombrella, e propriamente nell' ectoderma che riveste la base dei corpi marginali (organi

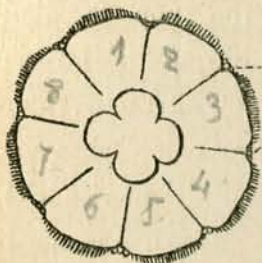



Fig. 2. Diagramma della campana di Aurelia Aurita, con otto organi di senso (dal Claus).

di senso). Il numero di questi centri corrisponde, per lo meno in *Aurelia aurita*, al numero degli organi di senso. In questo sistema nervoso non si trovano cellule ganglionari, ma dei filamenti, detti fibre nervose, vengono fuori da cellule epiteliali speciali. Si vuole che anche lo strato muscolare dell'ombrella contenga un plesso nervoso periferico (1). Il primo quesito che ci poniamo è questo:

La locomozione spontanea delle Meduse, ossia la contrazione ritmica della loro campana natante, è essa una funzione delle cellule ganglionari? Il Romanes trovò che se si asporta, tagliandolo, il margine della campana d'un'idromedusa (*b*, fig. 3), le contrazioni ritmiche della parte centrale della campana (*a*, fig. 3) si arrestano, mentre l'orlo *b*, che contiene l'anello nervoso, continua a ese-

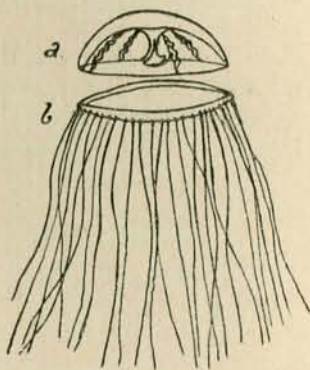



Fig. 3. Esperimento su una idromedusa.

L' orlo asportato continua a contrarsi ritmicamente, mentre la campana non si contrae più.

guire contrazioni ritmiche. La ferita non fa diminuire nè il numero nè l'intensità di queste contrazioni. L'esperimento è stato ripetuto da altri osservatori con risultato identico. Si può ferire come si vuole l'ombrella senza alterare le sue contrazioni ritmiche, purchè l' anello nervoso rimanga illeso. Da ciò il Romanes trae la conclusione, che le contrazioni ritmiche delle Idromeduse hanno la loro origine nell'anello nervoso o nei suoi ganglii. Recentemente ho scoperto che l'intero problema, più che un problema morfologico, è un problema di fisica chimica.

La pressione osmotica dell'acqua di mare è presso a poco eguale a quella di una soluzione $\frac{5}{8}$ N di cloruro di sodio. Io vidi che, se la parte centrale d'una campana natante si immerge in una soluzione $\frac{5}{8}$ N di cloruro di sodio o $\frac{5}{8}$ N di bromuro di sodio, essa continua a contrarsi ritmicamente. Ma se si aggiunge una piccola quantità di cloruro di calcio o di cloruro di potassio, o di entrambi questi sali, i movimenti si arrestano. Questa parte centrale della campana continuerebbe a contrarsi nell' acqua di mare se non fosse per la presenza in essa di ioni di calcio, di potassio e di forse altri ancora (3).

Il centro contiene alcune cellule gauglionari sparse. Si potrebbe quindi arguire, che la presenza di tali cellule renda possibili le contrazioni ritmiche in una

soluzione di puro cloruro di sodio. Ma può facilmente dimostrarsi che non è così.

I muscoli del corpo d'una rana non si contraggono ritmicamente nel sangue o nel siero. Io ho dimostrato che ciò dipende dalla presenza di ioni di calcio in quei liquidi. Se s'immergono i muscoli in una soluzione di puro cloruro o bromuro di sodio, che abbia la stessa pressione osmotica del sangue, essi si contraggono ritmicamente (4).

Eppure questi muscoli non contengono cellule ganglionari. *Dunque non è la presenza delle cellule ganglionari che determina le contrazioni ritmiche spontanee, ma la presenza o l'assenza di certi ioni. I ioni di sodio determinano le contrazioni ritmiche spontanee, o ne accrescono l'intensità; quelli di calcio diminuiscono l'intensità delle contrazioni o le impediscono addirittura.* Come mai questi ioni hanno tale azione? Per trovare una spiegazione dobbiamo rifarci ad esaminare il carattere fondamentale del movimento del protoplasma. I movimenti del protoplasma sono dovuti a cambiamenti nel carattere fisico delle sostanze colloidi che si trovano in esso. Tali cambiamenti possono consistere in cambiamenti dello stato della materia o nell'assorbimento di acqua da parte di quelle sostanze colloidi, oppure in cambiamenti secondari derivanti da questi ora detti. Ci è

noto, che le proprietà fisiche dei colloidi dipendono in gran parte dalla natura e dalla pressione osmotica dei ioni contenuti nella soluzione in cui essi si trovano immersi. Perchè si abbia l'equilibrio instabile dei colloidi, quale si richiede per il prodursi delle contrazioni ritmiche spontanee, debbono trovarsi nei tessuti ioni di sodio, di calcio e di potassio in proporzioni determinate. La proporzione dev'essere diversa per la parte centrale e pel margine d'una idromedusa.

Mentre pel margine è adatta la proporzione in cui questi tre ioni si trovano nell'acqua di mare, per la parte centrale d'una idromedusa sono necessarii ioni di sodio in maggior numero e ioni di calcio meno numerosi. Perciò, se immergiamo una parte centrale d'ombrella, senza il margine, nell'acqua di mare normale, essa non si contrae, ma si contrarrà ritmicamente se la mettiamo in una soluzione di puro cloruro o bromuro di sodio che abbia la medesima pressione osmotica dell'acqua di mare. Nella soluzione di puro cloruro di sodio, i ioni di sodio del liquido penetreranno nei tessuti e prenderanno il posto di alcuni di quelli di calcio. Questa sostituzione conferirà alle sostanze colloidi muscolari le proprietà che permettono le contrazioni ritmiche. Se troppi ioni di sodio penetrano nei tessuti della parte centrale, questa

perderà la sua irritabilità; la quale peraltro potrà farsi ritornare aggiungendo una traccia di cloruro di calcio alla soluzione. Noi vediamo dunque che il problema dell'attività spontanea non si aggira più sulla presenza o assenza delle cellule ganglionari, ma sulle proprietà fisiche delle sostanze colloidi dei tessuti. Ma dobbiamo da ciò conchiudere che i ioni di sodio sono la causa delle contrazioni ritmiche spontanee delle Meduse? Io non credo. I ioni producono soltanto un certo equilibrio instabile nelle condizioni dei colloidi del tessuto contrattile; equilibrio instabile che permette l'azione della vera causa delle contrazioni. Ma qual'è dunque questa causa?

J. Rosenthal sembra essere stato il primo a richiamare l'attenzione sul fatto, che un fenomeno ritmico non deve necessariamente avere una causa ritmica, e che anche condizioni costanti possono produrre effetti ritmici. Se un sottile filo d'acqua passa continuamente attraverso una pipetta, esso verrà fuori da questa ritmicamente a gocce.

Il peso della goccia dev'essere maggiore della tensione superficiale alla periferia del foro d'uscita perchè la goccia possa staccarsi e cadere. Finchè la quantità d'acqua che scorre nella pipetta nell'unità di tempo rimane inferiore a un dato limite, passerà un certo tempo perchè la goccia diventi abbastanza pesante

per cadere. Il Quincke ha dato un metodo semplice ed elegante per produrre *contrazioni ritmiche* in bolle d'aria (5). Descriverò qui l'esperimento come soglio mostrarlo nelle mie lezioni.

In una bacinella piena d'acqua si colloca una lastra di vetro P (fig. 4), in modo che sotto questa si for-

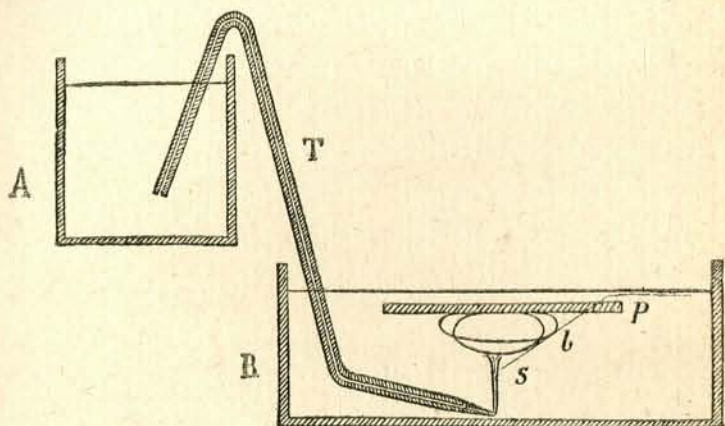



Fig. 4. Disposizione per produrre bolle d'aria con pulsazione automatica (v. testo).

mi una gallozzola d'aria. Sotto e nel centro di questa si dispone l'estremo inferiore sottile del tubo da termometro T, il cui estremo superiore pesca in un vaso A pieno d'alcool al 95 per cento. L'alcool scorre attraverso il tubo e vien fuori in un filetto che si porta verso il centro della bolla d'aria. Non appena l'alcool viene a contatto di questa, esso si diffonde sulla superficie di contatto tra l'aria e l'acqua, perchè la

somma delle tensioni superficiali tra aria ed alcool e alcool ed acqua è minore della tensione superficiale tra aria ed acqua. Col diminuire della tensione superficiale la bolla d'aria diventa più schiacciata e più larga. Ma in seguito ai movimenti vorticosi prodotti nell'acqua dal diffondersi dell'alcool, il flusso di questo viene interrotto. Lo strato d'alcool intorno alla gallozzola si diffonde intanto rapidamente nell'acqua, e la gallozzola ripiglia la sua forma primitiva.

Ora l'alcool ricomincia a fluire verso la bolla d'aria, essendo cessati i movimenti vorticosi, e questa di nuovo si schiaccia, e così di seguito. Nelle condizioni ora descritte ho ottenute circa ottanta pulsazioni al minuto, cioè presso a poco il ritmo del cuore.

Riferendoci ora all'origine del movimento ritmico delle Meduse, del cuore e di quello respiratorio, possiamo supporre che una produzione fermentativa costante di certi composti corrisponda, nella cellula a contrazioni automatiche, al fluire costante dell'alcool nell'esperimento del Quincke. Queste sostanze potrebbero essere di tal natura da produrre fenomeni di diffusione o altro cambiamento fisico nei colloidi del muscolo. Ma perchè questo cambiamento avvenga è necessario l'accumularsi di una certa quantità di tali sostanze, d'onde la periodicità delle contrazioni.

Ma che questa produzione fermentativa di una qual-

che sostanza sia costante oppur no, la causa costante ultima di essa è sempre il calore, ossia il suo fattore d'intensità, la temperatura. Ciò posto, non ci sembrerà più sorprendente che il Romanes abbia trovato che la parte centrale d'una Medusa acalefa sia capace di contrarsi ritmicamente nell' acqua di mare normale quando vien separata dal margine dell'ombrella. Questo esperimento sarebbe invece difficile a spiegarsi se ammettiamo che le cellule ganglionari sono l'elemento essenziale della spontaneità. Ma, per quel che sappiamo, siamo semplicemente costretti a conchiudere che negli Acalefi vi è minor differenza tra le sostanze colloidi del margine e quelle del centro che non nelle Idromeduse.

2. Non solamente il carattere spontaneo dei movimenti di locomozione, ma anche la loro caratteristica coordinazione è per solito riferita alle cellule ganglionari. Vediamo un po' se questa nozione sia giusta. Il Romanes trovò che, se si asporta l'intero margine dell'ombrella d'una Idromedusa, lasciandone a posto soltanto un pezzetto, questo basta a mantenere l'attività spontanea della Medusa nell'acqua di mare. Da ciò apparirebbe che qualunque elemento marginale possa considerarsi come centro per le contrazioni ritmiche dell'intera Medusa. Ma se così è realmente, come va che l'intera ombrella si contrae simultanea-

mente? e perchè non troviamo una parte del margine in sistole, e un'altra in diastole? Questa coordinazione non deve peraltro accettarsi senz'altro. Essa si manifesta soltanto negli esemplari sani, ma manca negl'individui mutilati o morenti, fatto che il Romanes mise in rilievo. Il problema del meccanismo di questa coordinazione è stato risoluto da molti autori con l'ammettere un « centro di coordinazione » che, si suppone, regoli questa coordinazione. Fra breve potremo decidere se negli animali inferiori la coordinazione sia regolata da un particolare « centro di coordinazione », o se essa non sia piuttosto il risultato di semplici leggi di stimolazione e di trasmissione.

Il Romanes vide negli Acalefi, che la coordinazione cessa quando ogni connessione diretta fra i centri nervosi viene interrotta mediante incisioni radiali fatte nell'ombrella. Allora i varî settori non si contraggono più simultaneamente. Lo stesso accade nelle Idromeduse, se viene interrotta la trasmissione attraverso l'anello nervoso. In questo caso l'incisione dev'essere abbastanza estesa verso il centro dell'ombrella. Ma se le incisioni si praticano nell'ombrella senza ledere il margine e l'anello nervoso, la coordinazione non vien disturbata. Sembra che la continuità delle strutture situate nelle parti marginali dell' ombrella sia

necessaria per l'attività coordinata. Ora come va che, finchè questa continuità esiste, tutti gli elementi agiscono sincronamente, mentre il sincronismo scompare quando la continuità è interrotta? 1).

Per rispondere a un tal quesito dobbiamo rivolgere la nostra attenzione a un organo che presenta spiccatissimi i fenomeni dell'attività ritmica coordinata, cioè al cuore. Se il cuore d'una rana vien diviso in varî pezzi, tutti questi si contraggono ritmicamente, ma il *numero* delle contrazioni è diverso nei diversi pezzi. Il seno venoso batte più rapidamente di tutti e il numero delle sue contrazioni nell'unità di tempo corrisponde a quello delle pulsazioni del cuore intatto. *Noi vediamo dunque che tutto il cuore pulsa col ritmo di quella tra le sue parti, che esegue il massimo numero di contrazioni al minuto. Dobbiamo perciò ammettere che la coordinazione dell'attività cardiaca è dovuta al fatto, che la parte che si contrae con maggior frequenza costringe le altre a contrarsi col medesimo ritmo.* Queste saranno costrette a tanto se l'attività del seno

---

1) È qui opportuno rilevare come le incisioni del solo margine non alterino la coordinazione in Gonionemus, ma che è necessario prolungarle fino al centro della campana natante Ma anche in tali ondizioni l'animale può tuttavia contrarsi con movimenti coordinati.

venoso agisce come stimolo sulle altre parti. Un centro di coordinazione è dunque proprio inutile.

Il Porter con un metodo ingegnoso riescì a far pulsare dei lembi del cuore d'un mammifero. Dalle sue osservazioni, anch'egli ebbe a conchiudere non esservi ragione alcuna per dover ammettere l'esistenza d'un centro di coordinazione (6). Nelle Meduse, adunque, avviene una contrazione sincrona di tutte le parti, se lo stimolo può propagarsi con sufficiente rapidità dalla parte che prima entra in attività al resto del margine. E ciò è possibile soltanto se il margine è intatto. È peraltro evidente che non soltanto l'anello nervoso, ma anche il tessuto vicino partecipa alla trasmissione, dappoichè l'incisione radiale deve arrivare abbastanza oltre verso il centro della campana se si vuole arrestare la coordinazione. In questo caso l'onda di stimolazione deve girare intorno alle incisure, e questo processo piglia tanto tempo, che le parti separate possono contrarsi indipendentemente l'una dall'altra e il sincronismo cessa. Nelle Meduse mutilate o morenti, essendo il contatto fra le cellule meno intimo, si manifesta un'attività ritmica non coordinata.

Per meglio verificare la giustezza di questa idea, proposi al D.r Hargitt, che lavorava nel mio laboratorio, di tentare un innesto fra due Idromeduse, e os-

servare se, dopo essersi saldate insieme, esse avessero continuato a contrarsi sincronamente o indipendentemente.

Per eseguire l'esperimento fu necessario asportare il margine delle Meduse. Due di queste furono messe a contatto fra di loro per la superficie del taglio e mantenute in questa posizione. La figura 5 mostra due Gonionemi innestati in tal guisa. Essi si saldarono lungo quasi tutta la linea di contatto, ad eccezione d'un piccolo tratto in O. Nuovi tentacoli si sarebbero probabilmente sviluppati col tempo, se non avessimo uccisi gli animali per conservarli. In altri casi gli animali non si saldarono così completamente. Quando la saldatura era quasi completa come nella figura 5, la coppia si contraeva sincronamente come un solo animale due giorni dopo l'operazione. Invece, le Meduse che si erano saldate insieme meno completamente, non si contraevano sincronamente. Io credo che, se si riescisse a saldare insieme completamente due cuori, essi batterebbero sincronamente.

Fig. 5. Esperimento del D.r Hargitt.

Due Gonionemi saldati insieme. Due giorni dopo l'operazione si osservavano contrazioni sincrone dei due animali.

Diventa pertanto inutile ammettere l'esistenza d'un « centro di coordinazione » situato nei ganglii del margine d'una Medusa. Nel cuore della Rana, il seno venoso batte più rapidamente dell'orecchietta, del ventricolo e del bulbo aortico; perciò ogni contrazione del seno venoso agisce come stimolo determinante la contrazione delle orecchiette e la contrazione di queste rappresenta lo stimolo che determina la contrazione del ventricolo e del bulbo aortico.

Da ciò possiamo trarre la conseguenza che, se si riescisse a far contrarre il bulbo aortico d'un cuore di Rana con la stessa rapidità con cui pulsa il seno venoso, si potrebbe ottenere una inversione della pulsazione cardiaca.

La natura ha fatto per noi un simile esperimento su larga scala nel cuore delle Ascidie (fig. 6).

Questo ci presenta il fenomeno singolare che le onde di contrazione non si propagano costantemente in una direzione, come nel cuore degli altri animali, ma on-

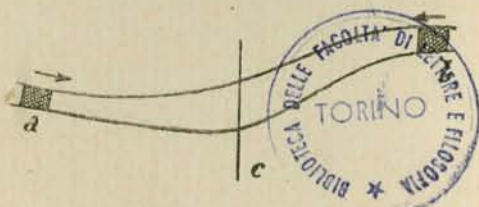



Fig. 6. Diagramma del cuore di Ascidia.
Nel cuore delle Ascidie le contrazioni avvengono per un certo tempo da *a* verso *b*, poi da *b* verso *a*. Se il cuore si taglia in due in *c*, la metà sinistra si contrae solamente nella direzione da *a* verso *c*, la destra solamente da *b* verso *c*.

de peristaltiche si alternano con onde antiperistaltiche.

Se, per esempio, il cuore ha eseguito cinquecento pulsazioni successive da sinistra a destra, mandando il sangue verso destra, seguiranno trecento, forse, pulsazioni da destra a sinistra, che spingono il sangue attraverso i vasi in una direzione opposta alla precedente. Queste contrazioni sono poi di nuovo seguite da un gran numero di pulsazioni da sinistra a destra e così via. Il Sig. Lingle fece nel 1892 a Wood' s Holl i seguenti esperimenti sul cuore di Ascidia.

Se *ab* (fig. 6) rappresenta un cuore di Ascidia e lo si divide in due in un punto *c*, i due pezzi *ac* e *bc* pulsano ininterrottamente in una direzione costante, il primo da *a* verso *c*, il secondo da *b* verso *c*. Il Lingle trovò, inoltre, che l'origine dell'attività automatica è limitata a due piccole zone (*a* e *b*, fig. 6) paragonabili al seno venoso e al bulbo aortico del cuore di Rana. Se asportiamo queste due zone dal cuore, esse continuano a pulsare senza interruzione, laddove il pezzo più lungo, che era interposto fra di loro, non batte più (per lo meno nell'acqua di mare). A me pare che questi esperimenti non permettano di dubitare, che il cambiamento nella direzione della contrazione nel cuore d'un'Ascidia sia determinato dall'alternarsi del predominio or dell'uno or del-

l'altro capo, il quale costringe l'opposto centro di attività a mettersi per un certo tempo all'unisono coi propri movimenti.

Questo « predominio temporaneo » può significare semplicemente che una delle estremità faccia in tempo a mandare un'onda di contrazione prima che l'altra abbia cominciato a contrarsi. Perchè ciò avvenga basta che una singola pulsazione dell'estremo dominante ritardi o manchi addirittura, fenomeno che si manifesta accidentalmente anche nel cuore umano. Così l'altro capo del cuore acquista un vantaggio di tempo, che gli permette di mandare un'onda di contrazione, e la sua attività automatica continuerà ad essere lo stimolo per l'attività del capo opposto, fintantochè un ritardo o l'arresto d'una pulsazione non permetta a questo di ripigliare il disopra e divenire automaticamente attivo, e così di seguito.

L'anno scorso domandai ai membri della classe di fisiologia generale a Wood's Holl di verificare se tale interpetrazione fosse giusta. Le loro osservazioni furono queste: supponiamo che a un certo momento sia *a* l'estremo attivo del cuore e *b* il passivo. Dopo un breve lasso di tempo *a* cominci a battere più lentamente o si arresti addirittura. Durante questa pausa, l'estremo *b* riesce a mandare un'onda di contrazione che raggiunge *a* prima che questo abbia

avuto il tempo di mandare un'onda propria. Si vede qualche volta, al momento in cui si stabilisce l'inversione della circolazione, che dapprima ciascuno dei due capi manda un'onda di contrazione e le due onde possono incontrarsi nel mezzo del cuore. Alla pulsazione successiva, l'estremo, che sta per arrestarsi, indugia un poco più a mandar l'onda; allora, alla pulsazione che segue, l'onda originatasi all'altro estremo può propagarsi attraverso tutto il cuore senza ostacolo. Noi vediamo dunque, che la coordinazione dei movimenti nelle Meduse (o nel cuore) non è dovuta a un ipotetico centro di coordinazione avente sede nelle cellule ganglionari, ma sibbene al fatto che l'elemento che primo entra in azione, funziona da stimolo sull'elemento prossimo, e così via.

3. Si può dimostrare che talune forme di coordinazione anche più specializzate sono indipendenti dalla presenza o dalla partecipazione dei gangli. Se si tocca con acido acetico il dorso d'una Rana, questa si asciuga col piede il punto toccato. Se le si lega una gamba, la Rana adopera l'altra a questo scopo. La Tartaruga si comporta allo stesso modo se si mette una goccia d'acido acetico sul dorso del suo scudo. Essa non può raggiungere il punto cui mira, ma le gambe si alzano dorsalmente sotto il guscio fin dove è possibile. La fisiologia s'è accontentata di riferire si-

mili fenomeni alla natura complessa e agl'impenetrabili segreti di struttura del sistema nervoso centrale. Eppure le stesse reazioni avvengono in una Idromedusa, dove l'espressione « sistema nervoso centrale » ha un significato meramente convenzionale. Il Romanes vide che, se si stimola un punto *a* (fig. 7) della parte concava dell'ombrella d'una *Tiaropsis indicans* mediante un ago, il manubrio si accosta al punto stimolato (fig. 7), come se l'animale volesse allontanare la causa dello stimolo (2). Questo movimento avviene nella maniera seguente. Tanto il manubrio quanto l'ombrella s'inflettono lungo quel meridiano dell'ombrella che passa pel punto stimolato *a*. Sembra come se tutte le fibre muscolari cooperassero nel portare il manubrio al punto stimolato. Il sistema nervoso centrale non entra per nulla in questa reazione, poichè il Romanes la vide manifestarsi anche dopo l'asportazione dell'intero margine dell'ombrella con l'anello nervoso. D'altra parte, se pratichiamo un'incisione

Fig. 7. RIFLESSO LOCALIZZATO NELLA TIAROPSIS INDICANS.

Se il punto *a* del margine viene stimolato, il manubrio si accosta al punto stimolato, presso a poco come una Rana decapitata cerca di asciugare una goccia d'acido acetico col piede.

sull'ombrella parallelamente al margine e stimoliamo un punto al disotto della linea dell'incisione, vedremo che il manubrio esegue movimenti, sebbene non molto accentuati, nella direzione del quadrante dov'è il punto stimolato, ma riesce impossibile una localizzazione esatta. Il Romanes conchiude da ciò all'esistenza di linee radiali di tessuto differenziato che passano attraverso tutte le parti della campana e hanno la funzione di trasmettere le impressioni al manubrio. Egli ammette che questo tessuto sia di natura nervosa. Io credo, invece, che tutto il fenomeno si possa spiegare senza ricorrere all'ipotesi di raggi di tessuto nervoso differenziato. A me pare che i fatti possano interpetrarsi come segue: ogni stimolo localizzato produce un aumento della tensione muscolare in ogni senso, e questo aumento sarà

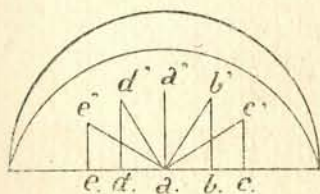



Fig. 8. Diagramma per spiegare il riflesso localizzato nelle Meduse (vedi testo).

più intenso presso al punto stimolato. Ora, se decomponiamo ciascuna delle linee d'aumento di tensione (*aa'*, *ab'*, *ac'*, *ad'*, *ae'*, fig. 8) radianti dal punto stimolato, in una componente meridionale *aa'*, *dd'*, *bb'*, ecc., e una equatoriale, risulta evidente che quest'ultima non può avere influenza alcuna sul manubrio. Le sole componenti meridionali possono avere effetto,

e tra queste la maggiore è quella che passa pel punto stimolato. Ne consegue necessariamente una flessione del manubrio verso il punto stimolato. Vien così anche spiegato perchè un'incisione parallela al margine dell'ombrella renda impossibile una precisa localizzazione e permetta soltanto dei movimenti incerti verso il quadrante stimolato.

Io stento a credere che i meccanismi dei riflessi analoghi in una Rana o in una Tartaruga abbiano un carattere più complesso. La natura opera molto semplicemente. Il mezzo adoperato nel riflesso localizzato è la curvatura prodotta dallo stimolo, uno stimolo di contatto p. es. Noi troviamo la forma più semplice di questo meccanismo nelle piante, in cui il lato che viene a contatto d'un corpo solido, diviene concavo. Le piante certamente non hanno sistema nervoso centrale con strutture misteriose destinate ai riflessi, e per spiegare il fenomeno basta l'irritabilità e la conduttività. Per le Meduse il metodo sembra più complicato soltanto perchè in esse il tessuto contrattile è fatto di vere fibre muscolari. Nella Rana una complicazione maggiore sta solamente nel fatto, che la trasmissione dello stimolo avviene attraverso uno speciale tessuto, cioè il tessuto nervoso. Nel suo primo abbozzo questo sistema nervoso centrale ha un carattere segmentale semplicissimo. Io credo che il si-

stema nervoso centrale conservi questo carattere semplice meglio di qualsiasi altro tessuto. I muscoli subiscono nello sviluppo considerevoli spostamenti, ma i cambiamenti che avvengono nel sistema nervoso centrale non sono punto così accentuati come nel sistema muscolare.

Sembra dunque possibile di spiegare i citati fenomeni di coordinazione delle Meduse coi semplici fatti dell'irritabilità e della conduttività, senz'attribuire alle cellule ganglionari altre funzioni da quelle in fuori che si manifestano in ogni protoplasma conduttore.

Bibliografia:

1. O. e R. Hertwig. *Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen.*

2. Romanes, G. J. *Jellyfish, Starfish and Sea Urchins.* In The international Science Series, 1893.

3. Loeb, J. *On the different Effects of Ions upon Myogenic and Neurogenic rhythmical Contractions etc.*, in The American Journal of Physiology, vol. III, 1900.

4. Loeb, J. *Ueber Jonen, welche rhythmische Zückungen der Skelettmuskeln hervorrufen*, in Festschrift für Fick, Braunschweig, 1899.

5. Quincke. *Ueber periodische Ausbreitung an Flüssigkeitsoberflächen etc.*, in Sitzungsberichte der Berliner Academie der Wissensch., 1888, II, pag. 191.

6. Porter, W. T. *The Coördination of the ventricle*, in The American Journal of Physiology, vol. II, 1899.

CAPITOLO III.

IL SISTEMA NERVOSO CENTRALE DELLE ASCIDIE E IL SUO SIGNIFICATO NEL MECCANISMO DEI RIFLESSI.

1. Se volessimo tenere in questo libro l'ordine del sistema naturale, non dovremmo far seguire le Ascidie alle Meduse. Ma ci sembra più opportuno di discutere i casi semplici prima di occuparci di quelli più complessi. Dopo essere giunti, in fine del capitolo precedente, alla conchiusione che i movimenti spontanei coordinati delle Meduse non son dovuti a strutture anatomiche specifiche delle cellule ganglionari, tenteremo ora di ricercare se gli atti riflessi degli animali dipendano dalla struttura del sistema nervoso centrale, o delle parti periferiche. Nelle Ascidie il sistema nervoso centrale consiste in un singolo ganglio (*d*, fig. 9). Questo ganglio è situato fra il tubo orale e quello aborale (*a* e *b*, fig. 9).

La *Ciona intestinalis* (fig. 9), una grossa Ascidia trasparente, possiede un riflesso molto caratteristico. Se si tocca l'apertura orale, o quella aborale, ambedue le aperture si chiudono, e l'intero animale si con-

trae così da divenire più piccolo e rotondo. Questo riflesso è determinato da due gruppi di muscoli, cioè da muscoli circolari, che circondano le due aperture, e da muscoli longitudinali, che corrono lungo il corpo dell'animale. La contrazione di detti muscoli impedisce l'entrata di corpi estranei nella cavità del corpo. Questa reazione è un atto riflesso tipico eminentemente utile. Secondo le idee dominanti intorno alla funzione del ganglio nei riflessi, il processo avverrebbe a questo modo:

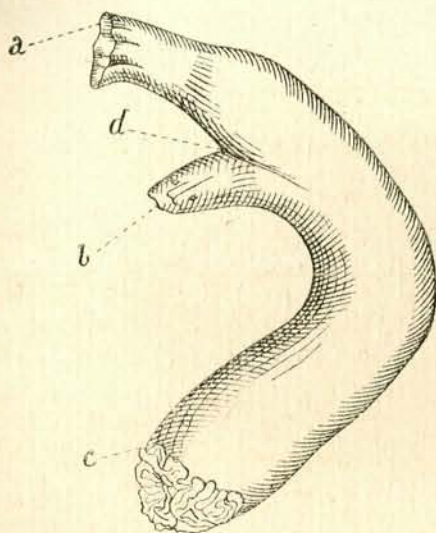



Fig. 9. Ciona intestinalis.
a, apertura orale; *b*, apertura aborale; *c*, piede; *d*, posto occupato dal ganglio.

Se si tocca l'apertura orale, o quella aborale, lo stimolo vien trasmesso lungo i nervi periferici al ganglio, dove un misterioso meccanismo riflesso è messo in azione, il quale dà ai muscoli l'impulso a contrarsi in una maniera rispondente alla natura dello stimolo.

Ferrier, per esempio, nel suo trattato, cita l'unico

ganglio dell'Ascidia come una illustrazione del significato del ganglio nei riflessi.

Io asportai il ganglio da un certo numero di Cione. Per qualche tempo dopo l'operazione, per lo più per circa ventiquattr'ore, gli animali rimasero contratti. Poi essi cominciarono a distendersi nuovamente. Con mia grande sorpresa ebbi a constatare che il riflesso tipico continuava a manifestarsi. Se lasciavo cadere una goccia d'acqua su uno di questi animali, il riflesso tipico si produceva proprio come in un animale normale. Il riflesso dunque non può essere determinato da strutture specifiche del ganglio. Ma che cosa allora determina i riflessi e qual è mai la funzione del ganglio?

La risposta al primo quesito dev'essere che il riflesso è determinato dalla struttura e dalla disposizione delle parti periferiche, specialmente dei muscoli. Lo stimolo meccanico mette direttamente i muscoli in azione, e la stimolazione vien trasmessa da un elemento muscolare all'altro come avviene nel cuore o nell'uretere. Ma dobbiam forse conchiudere che il sistema nervoso centrale sia superfluo in questi animali? La risposta a questa interrogazione ci sarà data se determineremo la misura dello stimolo. Il valore dello stimolo necessario a produrre il riflesso è più

elevato negli animali operati che non in quelli normali. Come fonte di stimolo io usavo l'energia cinetica di gocce d'acqua, che lasciavo cadere da una pipetta sull'animale. Siccome il peso della goccia che cade dalla pipetta è sempre lo stesso, l'altezza minima da cui una goccia cadendo può produrre una contrazione ci dà una misura conveniente dell' irritabilità; questa varia evidentemente in ragione inversa del valore dello stimolo. In un caso erano in un acquario (alla medesima distanza dalla superficie) una Ciona operata da poco e una normale. L'altezza minima da cui si poteva produrre una contrazione, è espresssa dai numeri seguenti, indicando con *a* l'animale normale e con *b* quello operato:

a	*b*
8 mm.	65 mm.
4 mm.	75 mm.
10 mm.	80 mm.
	80 mm.

Da due altri animali, adoperati per tale esperimento, ottenni i valori seguenti:

a	*b*
6 mm.	22 mm.
8 mm.	20 mm.

A me pare che la differenza nell'irritabilità dipenda da ciò, che nell'Ascidia normale la stimolazione vien trasmessa per mezzo dei nervi e del ganglio, e in questo caso si richiede una minor quantità d'energia. Ma sull'Ascidia operata i muscoli sono stimolati direttamente e la trasmissione della stimolazione avviene probabilmente da cellula muscolare a cellula muscolare, come nel cuore. Noi sappiamo, inoltre, che l'irritabilità diretta delle fibre muscolari non è così grande come quella dei nervi. Possiamo dunque ammettere che *i nervi e il ganglio rappresentano un conduttore dello stimolo più sensibile e più rapido* (1).

2. Potrebbe sembrare che questi fatti non ci dieno il modo di trarre alcuna conchiusione riguardante i « centri riflessi » degli animali superiori. Si asserisce spesso che, negli animali superiori, i gangli hanno assunto certe funzioni, che in quelli più bassi possono essere disimpegnate dagli organi periferici. Si suole affermare anche che quanto più elevato è il posto d'un animale nella scala zoologica, tanto più le funzioni « migrano » verso gli emisferi cerebrali. Ma nessuno di coloro che fanno tale asserzione ha mai tentato di spiegarci come possa concepirsi questa migrazione in alto delle funzioni. Si può invece dimostrare che per gli animali superiori e

per gl'inferiori le condizioni sono le stesse. Sol che dobbiamo esser cauti nell'omologare una forma più bassa con un singolo organo o segmento d'un animale di più elevata organizzazione. Quando l'intensità della luce aumenta subitaneamente, la pupilla del nostro occhio diventa più stretta. Lo sfintere dell'iride si contrae e i raggi di luce vengono arrestati proprio come i corpi estranei dal contrarsi degli sfinteri delle Ascidie. Nell'occhio, come nell'ascidia, si tratta d'un atto riflesso tipico. L'aumentata intensità della luce stimola la retina; la stimolazione si trasmette lungo il nervo ottico ai suoi centri e da questi, per mezzo del nervo oculomotore, vien trasmessa allo sfintere dell'iride, il quale si contrae. Sarebbe tuttavia erroneo l'ammettere che il centro del riflesso pupillare abbia altra funzione che non sia quella d'una connessione protoplasmatica tra la retina e l'iride. Prima l'Arnold e più tardi il Brown-Séquard e il Budge dimostrarono che, anche nell'iride isolata, la pupilla si restringe quando la luce colpisce l'iride. Io stesso ho più volte osservato in Squali, cui avevo asportato il cervello, che la luce provoca la contrazione delle pupille anche varie ore dopo la morte dell'animale, quando già cominciano a mostrarsi segni evidenti di decomposizione. Steinach ha dimostrato che in questo caso gli elementi muscolari del-

l'iride vengono direttamente stimolati dalla luce (3). Questo riflesso è dunque determinato dai muscoli dell'iride e le connessioni nervose servono soltanto come conduttori più rapidi e più sensibili. Noi vediamo dunque che il globo oculare si comporta verso la luce proprio come l'Ascidia verso gli stimoli meccanici.

Alcuni fisiologi sembra dubitino che i muscoli possano essere direttamente stimolati dalla luce, senza intervento delle cellule ganglionari. Ma noi sappiamo che la luce provoca fenomeni di contrazione anche nelle spore ciliate unicellulari delle alghe, le quali certamente non contengono gangli. Inoltre, nessuno mette in dubbio che i muscoli senza cellule ganglionari possano anche essere stimolati da stimoli chimici o meccanici. Perchè dunque le fibre muscolari non potrebbero poi essere stimolate direttamente dalla luce? Non vi è ragione alcuna per ammettere che tutti i muscoli debbano diportarsi esattamente come quelli della gamba della Rana, soltanto perchè gli esperimenti eseguiti su questi ci hanno per caso fornito le idee dominanti intorno ai muscoli.

Il lettore potrebbe credere che il riflesso pupillare rappresenti un caso eccezionale, ma non è così. L'emissione delle fecce e dell'orina negli animali superiori può essere considerata come fenomeno riflesso

del midollo spinale. La pressione delle fecce o dell'orina accumulate agisce come stimolo, che eccita i centri per l'attività dei muscoli di quegli organi, e si suol dire che questa stimolazione sia la causa determinante il rilasciamento degli sfinteri contratti. Peraltro Goltz ed Ewald hanno veduto che, dopo l'estirpazione di tutto il midollo spinale fino alla sua porzione cervicale, la defecazione e l'emissione dell'orina continuano ad avvenire normalmente (4). Solo, per un certo tempo dopo la operazione, gli sfinteri restano rilasciati. Più tardi tutto ritorna normale. Questi fenomeni probabilmente appartengono alla medesima classe di quello già descritto nell'Ascidia. I processi della evacuazione normale della vescica e del retto non sono determinati dalla struttura del così detto centro riflesso, ma dai muscoli stessi della vescica e del retto. Il midollo spinale serve soltanto come un conduttore più sensibile e più rapido dello stimolo. Goltz ed Ewald per vero inclinano a credere che, dopo tutto, questi risultati siano pur sempre dovuti a cellule ganglionari o a ignote strutture nervose. Ma il fatto che i muscoli scheletrici possono essere indotti ad eseguire contrazioni ritmiche con l'immergerli in adatte soluzioni, rende inutile una simile ipotesi; inoltre debbono prendersi anche in considerazione i fatti della fisiologia comparata. L'*Actinia me-*

sembryanthemum del mar Baltico, e quella del Mediterraneo, differiscono forse meno morfologicamente l'una dall'altra che non lo sfintere anale dal gastrocnemio, e tuttavia l'*Actinia mesembryanthemum* del Mediterraneo manifesta una forma d'irritabilità che non s'incontra in quella del mar Baltico, cioè il geotropismo negativo. Porto qui questo esempio, cui molti altri potrebbero aggiungersi, per far vedere come forme morfologicamente simili non siano necessariamente simili in tutte le loro reazioni. Esperimenti fatti sulla fermentazione ci palesano che basta una piccola differenza stereochimica in un idrato di carbonio o in un proteide per determinare un effetto fisiologico totalmente diverso.

Naturalmente non può escludersi la possibilità che sotto l'epidermide delle Ascidie esistano cellule ganglionari come nelle Meduse. Il Sig. Hunter, che ha studiato il sistema nervoso delle Ascidie, c'informa di aver trovato in certi punti, sotto l'epidermide, delle cellule, che egli ritiene essere cellule ganglionari. Ma dopo tutto ciò che s'è detto intorno alle cellule ganglionari sparse delle Idromeduse (v. a pag. 23) e alla parte che esse hanno nelle contrazioni ritmiche, non è necessario di prendere in considerazione l' importanza che cellule ganglionari sparse possono avere nei riflessi. Schaper ha fatto di recente un'osserva-

zione che darebbe a credere esservi nelle giovani larve degli Anfibi condizioni simili a quelle esistenti nelle Ascidie. Egli asportò il cervello d'un girino di Rana nei primi giorni dello sviluppo e vide che l'animale poteva ancora muoversi spontaneamente sette giorni dopo l'operazione. Le sezioni di queste larve dimostrarono che anche il midollo spinale era distrutto (2). Questa osservazione dovrebb'essere ripetuta e completata. È ben possibile che nei primi giorni dello sviluppo avvenga una trasmissione diretta delle onde di stimolazione dalla pelle ai muscoli dei girini, senza che intervenga il sistema nervoso centrale, come accade nelle Ascidie.

3. Potrebbe elevarsi l'obiezione che la vescica e il retto sono organi di secondaria importanza. Ma quel che si è detto precedentemente a loro riguardo è anche vero per gruppi d'organi più grossi e più importanti, cioè per i vasi sanguiferi. Questi possono adattare il loro calibro alle condizioni esterne; i vasi della pelle si dilatano quando si richiede una perdita di calore e si contraggono quando la perdita di calore dev'essere limitata. Si suole ammettere che i meccanismi di questi riflessi utili si trovino contenuti nel sistema nervoso centrale. Goltz e Ewald (4) hanno tuttavia trovato che i cani, che hanno perduto il midollo spinale quasi fino al midollo allungato, pos-

sono continuare a vivere per anni interi. Questo fatto basta a dimostrare che i vasi sanguiferi possono adattarsi alla temperatura esterna, indipendentemente dal sistema nervoso centrale. Goltz aveva già prima dimostrato che i vasi riacquistano il loro tono quando si recidono tutt' i nervi d'un arto, lasciando questo unito al resto del corpo soltanto per mezzo dei vasi. Lo stesso avviene quando si estirpa il midollo spinale. La temperatura delle zampe posteriori degli animali, cui si è distrutto il midollo spinale fino alla regione toracica, diviene nuovamente normale dopo l'operazione — cioè le zampe posteriori hanno la stessa temperatura di quelle anteriori, rimaste in connessione col sistema nervoso centrale. Se teniamo per un certo tempo la mano nella neve, vedremo come effetto locale postumo un rilasciamento dei muscoli dei vasi e un aumento di temperatura della mano. Goltz e Ewald potettero dimostrare che lo stesso fenomeno si manifesta se si avvolgono nella neve per qualche tempo le gambe posteriori dei cani cui è stato distrutto il midollo spinale.

Dal punto di vista della fisiologia umana questi risultati sembrano strani, ma da quello della fisiologia comparata essi diventano facilmente intelligibili. Le varie reazioni delle piante verso gli stimoli esterni sono altrettanto ben dirette a uno scopo quanto quelle

degli animali. Perchè dunque non sarebbe possibile che singoli organi e tessuti di animali superiori reagissero adeguatamente agli stimoli esterni; e per qual ragione il carattere di finalità d'una reazione dovrebbe dipendere dalla struttura del sistema nervoso centrale?

Abbiamo potuto disfarci di alcune opinioni erronee intorno alla funzione dei ganglii del sistema nervoso centrale degli animali superiori rivolgendoci alle Ascidie; esse ci aiutano anche a determinare la vera funzione del sistema nervoso. Sebbene i cani, su cui sperimentarono il Goltz e l'Ewald, potessero adattare il calibro dei loro vasi sanguiferi alle variazioni della temperatura, era pur necessario di garantirli dai bruschi cambiamenti di temperatura molto più di quel che non sia necessario per i cani normali. Il valore liminale della stimolazione era più elevato e la rapidità della trasmissione scemata.

Per questi motivi i cani, cui è stato distrutto il midollo spinale, non possono più vivere all'aperto. Per quel che concerne la regolazione della temperatura, essi si trovano in condizioni simili a quelle d'una persona avvelenata, e morrebbero di freddo molto più presto di un animale normale. Il sistema nervoso non contiene dunque alcun meccanismo regolatore, ma serve come un più rapido conduttore e permette agli

organi periferici di compiere con maggior precisione il proprio compito.

4. Recentemente il Bethe ha fatto un difficile esperimento sul *Carcinus moenas* (un granchio), riuscitogli soltanto in due casi. Se l'esperimento è attendibile, esso ci dimostra che, nella trasmissione d'un riflesso nel sistema nervoso centrale, il processo non passa necessariamente attraverso la cellula ganglionare stessa (5). Da un'osservazione anatomica il Bethe fu condotto a eseguire questa operazione. « Quasi tutte le cellule ganglionari del Carcinus sono unipolari, e spesso il cilindrasse della cellula cammina per un tratto piuttosto lungo indiviso prima di mandare le prime dendriti e la sua fibra periferica. Mi sembrò molto strano che uno stimolo, penetrando attraverso il nervo di senso nell'organo centrale, dovesse trasmettersi attraverso le dendriti alle cellule ganglionari motrici situate a grande distanza e rifare la maggior parte della medesima via per penetrare nella fibra di moto periferica anzichè passare direttamente a questa. Era facile decidere la questione separando le cellule ganglionari con i corrispondenti processi cilindrassili dai neuroni motori, senza ledere i neuropili. Se la cellula ganglionare è proprio essenziale al riflesso, i muscoli corrispondenti

dovrebbero essere paralizzati subito dopo l'operazione; se essa non è essenziale, non dovrebbe aversi paralisi, per qualche tempo almeno, e lo stimolo potrebbe passare direttamente dalle dendriti alla fibra periferica ». Fu possibile eseguire la progettata operazione nel Carcinus sulle cellule ganglionari, che innervano i muscoli della seconda antenna. La resezione dei nervi periferici (*Antennarius secundus*), che vanno a dette cellule ganglionari, produce una paralisi completa delle antenne, ciò che dimostra che le fibre di questi nervi sono i soli conduttori dello stimolo che può determinare un movimento riflesso di esse antenne. Ma quando il Bethe ebbe asportate le cellule ganglionari senza ledere il neuropilo della seconda antenna, « la seconda antenna conservò il suo tono e l'irritabilità riflessa. Essa non rimaneva pendente e floscia, ma si manteneva ritta nella posizione normale. Se stimolata, essa si ritraeva, ma si distendeva nuovamente quando l'effetto dello stimolo era cessato. Questo fatto dimostra che le cellule ganglionari non sono necessarie per i riflessi. L'arco riflesso o non passa attraverso le cellule ganglionari, o non ha bisogno di passarvi. Risulta inoltre che la cellula ganglionare non ha nulla a che fare col tono dei muscoli e che l'influenza persistente che il sistema nervoso centrale

esercita sulla tensione dei muscoli non è prodotta nelle cellule ganglionari (6) ».

Questo sperimento, anche se giusto, non aggiunge nulla d'importante alle nostre conchiusioni. Se l'arco riflesso funziona semplicemente come un rapido conduttore protoplasmatico, la questione se lo stimolo debba passare oppur no attraverso il ganglio stesso diventa d'importanza secondaria.

Bibliografia :

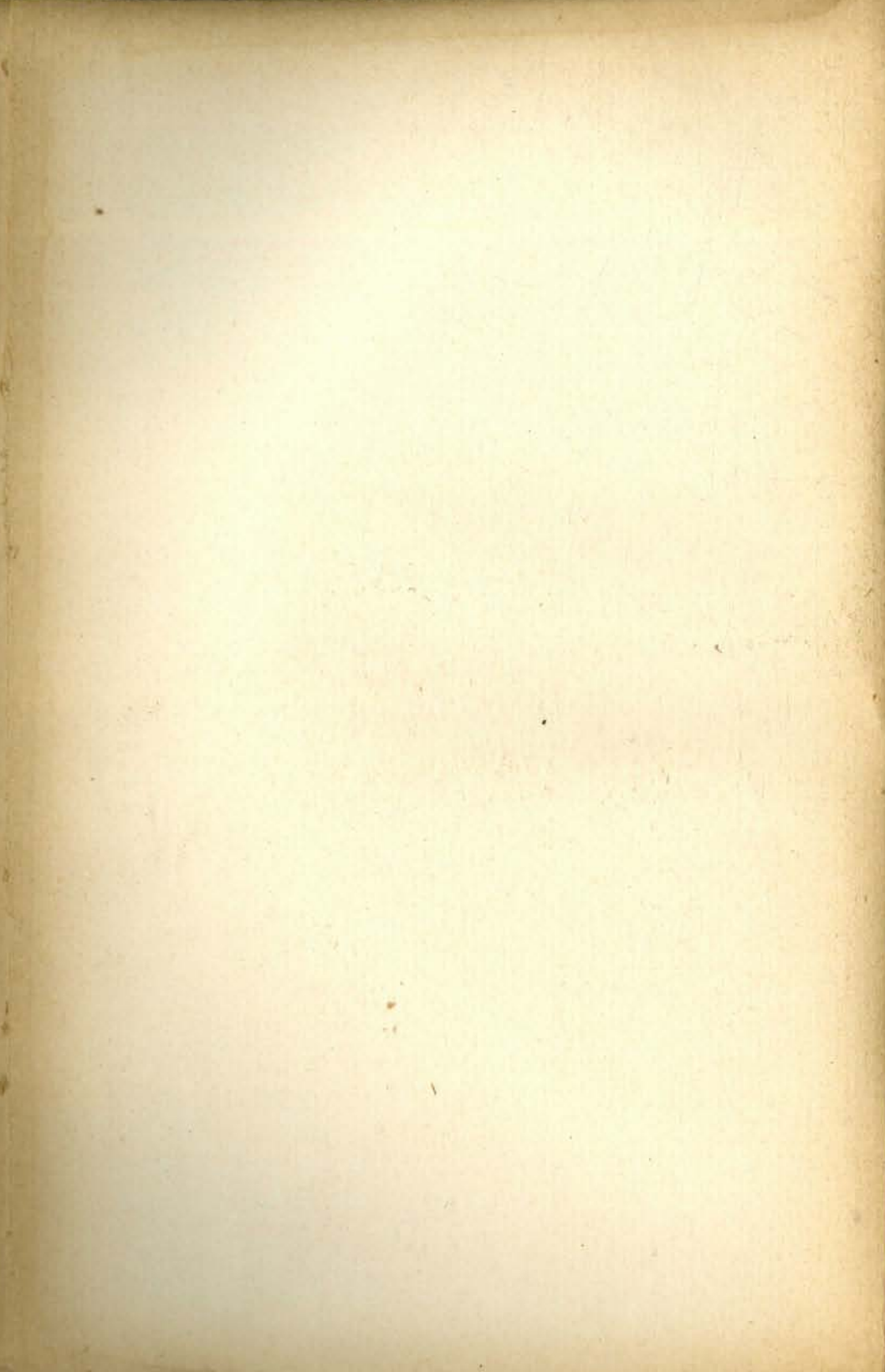
1. Loeb, J. *Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Thiere*, II. Würzburg, 1892, p. 37.

2. Schaper, A. *Experimentelle Studien an Amphibienlarven*. In *Archiv für Entwickelungsmechanik*, VI, 1898.

3. Steinach, E. *Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie der Iris*. In *Pflüger's Archiv*, LII, 1892.

4. Goltz und Ewald. *Der Hund mit verkürztem Rückenmark*. In *Pflüger's Arch.*, LXIII, 1896.

5. Bethe, A. *Das Centralnervensystem von Carcinus mænas*, I Theil, II. Mittheilung. In *Archiv f. mikroskop. Anatomie und Entwickelungsgeschichte*, L, 1897.

6. Bethe, A. *Das Centralnervensystem von Carcinus mænas*, II Theil. In *Arch. f. mikroskop. Anatomie und Entwickelungsgeschichte*, LI, 1898.

CAPITOLO IV.

ESPERIMENTI SULLE ATTINIE.

1. I due capitoli precedenti ci hanno fornito la prova del fatto, che i fenomeni dell'atto riflesso diretto a un fine, della spontaneità e della coordinazione, sono determinati non da caratteri *specifici* delle cellule ganglionari, ma da proprietà generali comuni a qualsiasi protoplasma. Queste proprietà sono l'irritabilità e la facoltà di trasmettere gli stimoli, e troveranno la loro spiegazione nella fisica delle sostanze colloidi.

In questo capitolo vogliamo portare un argomento in favore di tale conchiusione, mostrando che animali sprovvisti di vero sistema nervoso centrale manifestano reazioni altrettanto complesse quanto quelle degli animali superiori. Se non avessimo questo termine di confronto, saremmo molto più inclinati ad attribuire reazioni simili, nel caso degli animali superiori, alla struttura specifica dei gangli, cioè delle cellule ganglionari.

Nelle Attinie non si può parlare di sistema ner-

voso centrale come nelle Ascidie. Sotto l'ectoderma vi sono certi elementi, che alcuni autori interpetrano come cellule ganglionari e fibre nervose. Che questa interpetrazione sia poco attendibile, appare dal fatto che il Claus la considera come incerta. Egli dice che l'esistenza d'un sistema nervoso nelle Attinie è resa probabile appunto dalla possibilità della trasmissione degli stimoli. Ma una trasmissione di stimoli avviene anche nelle piante. Nell'anno 1888 a Kiel, e nel 1889-90 a Napoli, feci delle ricerche sulle reazioni delle Attinie, le quali dimostrano quanto poco ragionevole sia il ritenere che reazioni complesse debbano dipendere da centri riflessi similmente complessi (1). Dai miei sperimenti risulta con grande evidenza che la struttura e l'irritabilità degli *organi periferici* determinano le reazioni. Cominceremo col descrivere esperimenti fatti sull'*Actinia equina* (*mesembryanthemum*) del mar Baltico. Se si pone un batufolo di carta inzuppato d'acqua di mare sulla bocca d' una di queste Attinie, esso vien rifiutato, laddove un pezzo di carne di granchio, che per noi non ha gusto molto diverso da quello del batufolo di carta, viene per solito accolto immediatamente.

Io legai a un capo d'un breve filo un batufolo di carta e all'altro capo un pezzo di carne e gittai il tutto sui tentacoli distesi d'un'Attinia affamata. I ten-

tacoli che vennero a contatto con la carne (*a*, fig. 10) reagirono subito incurvandosi in maniera da portare la carne verso la bocca; mentre quelli che erano a contatto con la carta non reagirono punto. Ritirai allora il filo e lo posi sul disco boccale in modo che la carta posasse sui tentacoli sui quali era stata la

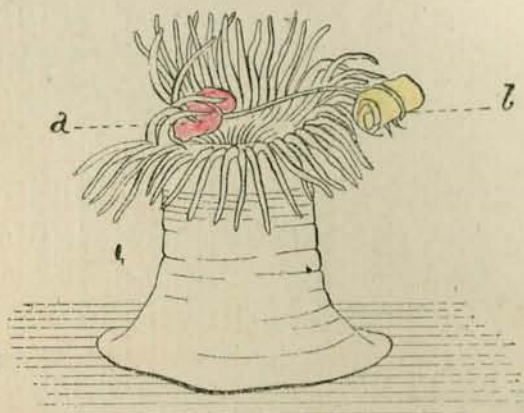



Fig. 10. Discernimento dell'attinia.

I tentacoli spingono la carne *a* nella bocca, mentre lasciano cadere la carta inzuppata d'acqua *b*.

carne e viceversa. La carne fu portata nella bocca e con essa il filo, ma la carta rimase fuori (fig. 11). Nelle prossime ventiquattr'ore non avvenne nulla di nuovo; in seguito il filo fu rigettato senza la carne, che probabilmente era stata digerita.

Ho ripetuto spesso quest'esperimento, ottenendo sempre lo stesso risultato, salvo che qualche volta il filo era rigettato più presto e allora la carne vi

rimaneva attaccata, parzialmente o interamente indigerita. Questi fenomeni possono spiegarsi nella stessa maniera che il modo di comportarsi delle piante insettivore. Le sostanze chimiche, che si diffondono dalla carne, insieme agli stimoli tattili che essa produce, determinano la flessione dei tentacoli toccati, facendoli incurvare e servire a trasportar la carne verso l' orifizio boccale. Il contatto della carne con la bocca determina il rilasciamento dello sfintere boccale; e la pressione dei tentacoli, unita all'attività del disco orale, spinge allora la carne nel tubo digerente.

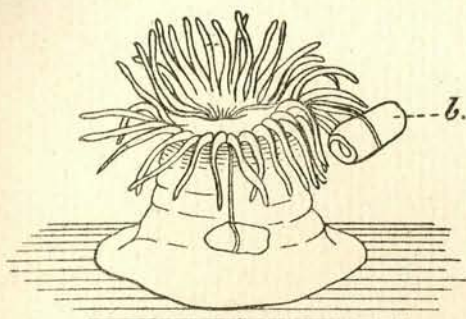



Fig. 11. CONTINUAZIONE DELL'ESPERIMENTO DELLA fig. 10.

Ma se mancano questi stimoli chimici speciali, se, per esempio, offriamo all'animale della carta da filtro inzuppata d'acqua, non si produrranno le contrazioni dei muscoli che portano i tentacoli verso la bocca. I tentacoli rimangono rilasciati o si rilasciano anche maggiormente sotto lo stimolo, e questo fatto, insieme col movimento delle ciglia vibratili, fa cadere la carta.

2. Si dice che gli elementi nervosi sieno molto più

numerosi in vicinanza della bocca che in qualunque altra parte dell'animale. Si potrebbe pertanto pensare, che tale concentrazione di elementi nervosi determini il meccanismo riflesso per le dette reazioni. Per verificare questa supposizione mi son servito dei risultati ottenuti mentre proseguivo alcune ricerche intorno alle eteremorfosi. Avevo veduto che in un'Attinia del Mediterraneo, *Cerianthus membranaceus,* praticando un'incisione laterale sul corpo, si determina lo sviluppo di nuovi tentacoli. Ma in alcuni casi non si forma una *nuova bocca*. La fig. 12 mostra una simile Attinia, in cui *a* è quello che potremmo chiamare la testa normale, *b* la testa di nuova formazione. Se l'incisione fatta era molto piccola, si sviluppavano solamente alcuni tentacoli senza disco orale. Ora, questi nuovi tentacoli si comportano verso l'alimento proprio come i tentacoli che circondano la bocca normale.

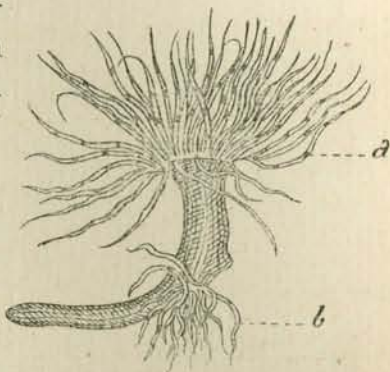



Fig. 12. ATTINIA (Cerianthus) CON UN CAPO NORMALE E UN CAPO PRODOTTO ARTIFICIALMENTE.

(b) sebbene quest'ultimo manchi di apertura boccale, i tentacoli portano la carne al posto dove dovrebb'essere situata la bocca.

Se offriamo a questa nuova testa un pezzetto di

carne, i tentacoli l'afferrano e lo premono contro il centro, al posto dove dovrebb'essere la bocca. Dopo aver inutilmente lavorato per qualche minuto, i tentacoli si rilasciano e la carne cade. Questo esperimento potè essere ripetuto per mesi interi, finchè tenni d'occhio l'animale (2). In altri casi la nuova testa era così vicina alla vecchia, che riesciva facile di stimolare contemporaneamente i tentacoli dell'una e dell'altra con lo stesso pezzo di carne. Allora una lotta insorgeva tra i due sistemi di tentacoli: ciascuno tentava di tirare la carne verso il proprio disco boccale. Parker ha mostrato di recente che anche un sol tentacolo, separato dal corpo dell'Attinia, afferra un pezzo di carne e si inflette con quello verso il punto dove sarebbe situata la bocca rispetto a sè stesso (3).

Se consideriamo questi fatti senza preconcetti, dobbiamo conchiudere che la reazione dei tentacoli è dovuta soltanto all'irritabilità degli elementi dei tentacoli stessi, e alla disposizione dei loro elementi contrattili. A sostegno di questa tesi possono farsi valere anche le osservazioni seguenti.

3. Se si divide in due un'*Actinia equina* con un taglio trasversale, il pezzo che porta la bocca, cui daremo il nome di testa, possiede il disco orale normale coi suoi tentacoli; dalla parte opposta la sua cavità digerente si apre all'esterno e l'alimento può

passare attraverso l'apertura nell'uno e nell'altro senso. La vecchia bocca d'una siffatta testa si comportava proprio come al solito nella scelta del cibo, laddove l'estremo aborale inghiottiva rapidamente anche i pezzi di carta. La vecchia bocca spesso rifiutava la carne, ma la nuova bocca era sempre pronta ad accoglierla, anche quando per caso avesse rifiutato la carta.

Io misi un pezzo siffatto d'Attinia, che prendeva l'alimento dalle due parti, sul fianco, e volli vedere se le due bocche prendessero cibo contemporaneamente. Posi dapprima un pezzetto di carne sulla bocca posteriore, per farla aprire. Appena ciò avvenne e la carne stava per essere ingoiata, offrii alla vera bocca un altro pezzo di carne, che fu egualmente accolto. Ma l'atto di deglutizione nell'altra bocca fu subitaneamente interrotto dal contrarsi dei muscoli circolari. Ma pochi momenti dopo, quando la carne fu bene ingoiata dalla vera bocca, i muscoli dell'altra si distesero e la carne, che era stata presa, cadde fuori. Se io cibavo le bocche *successivamente*, la bocca che prima aveva ricevuto il cibo lo rigettava non appena l' altra cominciava a mangiare. Da ciò appare evidente che un'onda peristaltica si determina a partire dall'estremo che prende l'alimento.

Fin qui abbiamo considerato solamente il pezzo con la testa. Se ora rivolgiamo l'attenzione al pezzo basale, vedremo che al suo estremo libero, dov'era avvenuta la separazione, comincia subito a formarsi un nuovo disco orale con i relativi tentacoli. Ma anche prima che ciò avvenga, l'apertura funziona da bocca e continua a prendere e ingoiare pezzi di carne. Mi parve che questa bocca provvisoria, anche prima che il disco orale fosse rigenerato, avesse maggior somiglianza con la bocca normale che con la bocca aborale della testa asportata, in quanto essa non accettava batufoli di carta e granelli di sabbia, mentre ingoiava benissimo i pezzetti di carne.

4. Nel piede delle Attinie la irritabilità per contatto ha un interesse particolare. Il piede d'un'*Actinia equina* normale aderisce alla superficie dei corpi solidi. Perchè avvenga l'adesione molto importa la qualità della superficie. Se l'Attinia non trova un altro corpo, essa si attacca al vetro dell'acquario e scivola lungo quello. Ma se nell'acquario si mette una conchiglia di Mitilo e l'animale viene a contatto con essa, mentre si sposta, esso vi aderisce immediatamente e vi rimane, sia la conchiglia vuota, o abitata dal proprietario. Lo stesso effetto si ha con la superficie d'una fronda d'ulva. Mentre l'animale, venendo a contatto dell'ulva, abbandona in ogni caso

il vetro per aderire all'alga, il fatto inverso non accade mai. *Questa irritabilità per contatto del piede non cambia se si amputa la parte anteriore del corpo anche in massima parte.* I meccanismi deputati a queste reazioni debbono dunque aver sede nel piede stesso e non nelle cellule ganglionari del disco orale.

5. Negli animali superiori vediamo esservi una tendenza a prendere una data orientazione nello spazio, cui diamo per solito il nome di posizione d'equilibrio. Anche certe Attinie presentano fenomeni simili. Se mettiamo un Cerianthus in un tubo da saggio pieno d'acqua di mare e diamo al tubo una posizione tale per cui la testa dell'animale sia rivolta in giù, il piede in su e l'asse longitudinale del corpo sia verticale, dopo pochi istanti vedremo che l'estremità del piede comincia a flettersi in giù verticalmente. Nella fig. 13 è riprodotto dal vero il decorso di questo esperimento. Qualche minuto prima del mezzogiorno l'animale fu posto nel tubo da saggio nel modo suddetto. Alle 12 il piede aveva cominciato a incurvarsi in giù (fig. 13, *a*); durante i seguenti tredici minuti la flessione verso il capo dell' estremo pedale andò progredendo (*b*); cinque minuti dopo il piede aveva raggiunto il fondo del tubo (*c*).

La flessione andò continuamente propagandosi a

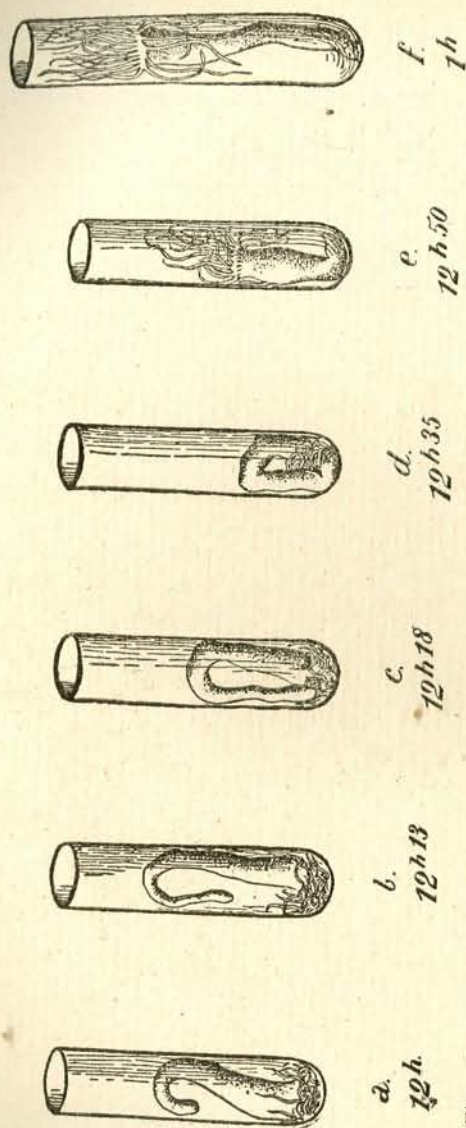



Fig. 13. L'Attinia (Cerianthus), posta in un tubo da saggio col capo in giù ripiglia a poco a poco la orientazione normale.

L'Attinia fu messa nel tubo poco prima delle dodici. Alle dodici l'estremo del piede cominciò a inflettersi in giù *(a)*. Diciotto minuti dopo il piede era giunto al fondo del tubo *(c)*, alle dodici e trentacinque il capo cominciò a sollevarsi *(d)*, e al tocco l' Attinia aveva ripigliato la posizione normale *(f)*.

nuove parti più prossime alla testa; e dal momento che il piede ebbe toccato il fondo del tubo, il movimento di flessione condusse al graduale sollevarsi della testa (fig. 13, *d* ed *e*), cui seguì un raddrizzarsi di tutto

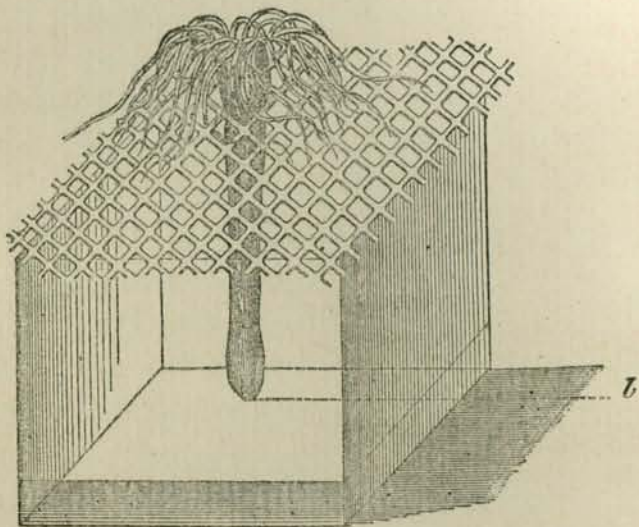



Fig. 14. Cerianthus che ripiglia la posizione normale.

L'animale fu posto orizzontalmente sulla rete e in una mezz'ora esso aveva ripresa la posizione normale verticale introducendosi attraverso le maglie della rete.

l'animale su sè stesso, che condusse alla posizione finale *f*, raggiunta al tocco. Il processo di raddrizzamento durò un'ora. L'animale rimase in posizione normale per due giorni, poi sgusciò fuori dal tubo.

Nell'analizzare le condizioni che determinano il raddrizzamento del Cerianthus in questo caso, debbono prendersi in considerazione due circostanze, cioè la

gravitazione e gli stimoli di contatto. Può facilmente provarsi che la sola gravitazione basta a produrre la succennata reazione del Cerianthus. A un vetro messo in piedi in un acquario si fa appoggiare orizzontalmente una rete metallica, le cui maglie sieno così strette che il corpo d'un Cerianthus possa passarvi soltanto a forza. Si adagia un Cerianthus sulla rete. Pochi minuti dopo il piede comincia a incurvarsi in giù facendosi strada attraverso una delle maglie della rete. Al polo orale non avviene nessun cambiamento, salvo che i tentacoli si uniscono tutti in un fascio assumendo l'aspetto d'uno spazzolino, il cui manico sarebbe rappresentato dal corpo dell'animale. L'Attinia si caccia sempre più avanti nella maglia della rete finchè non arriva a mantenersi in una posizione verticale come si vede nella fig. 14; posizione che può essere raggiunta in una mezz'ora.

Se capovolgiamo la rete non appena l'Attinia ha raggiunta la posizione della fig. 14, così che il piede sia rivolto in su, questo non continua a spingersi fuori della rete, ma la sua estremità comincia a incurvarsi nuovamente in giù verticalmente. La flessione si va propagando lungo il corpo, dal piede, verso la testa, finchè la punta del piede non abbia raggiunto la rete metallica, attraverso la quale esso si spinge un'altra volta fin dove gli è possibile. Se

ora si capovolge di nuovo la rete, il processo si ripete. Così con la sola gravitazione noi possiamo indurre l'Attinia a insinuarsi alternatamente dentro e fuori le maglie della rete. La fig. 15 mostra un Cerianthus che è stato costretto a insinuarsi a quel modo per tre volte consecutive. Il disegno fu fatto sull'animale vivente.

Fig. 15. Attinia costretta per mezzo della gravità a insinuarsi tre volte attraverso la rete (*a*, *b* e *c*). (v. testo).

In questo esperimento abbiamo un esempio di irritabilità geotropica, — in altre parole, di geotropismo positivo. Questa specie d'irritabilità è comunissima nelle radici delle piante, epperò dobbiamo ritenere che pel meccanismo di tale reazione non sieno necessarie speciali qualità di cellule ganglionari. Se si incide con un taglio trasversale un Cerianthus, in modo da dividerlo quasi in due, lasciando unite le due metà, e lo si mette subito dopo su una rete metallica, il piede s'insinua in una delle maglie fino al punto dell'incisione e si situa verticalmente. Il pezzo dov'è la bocca invece, dal punto dell'incisione alla testa, rimane per solito orizzontale. Ciò dimostra che il piede possiede l'irritabilità geotropica. Ma se l'Attinia vien di-

visa completamente in due, noi vedremo che anche il pezzo con la testa, come quello del piede si insinua attraverso le maglie, sebbene ciò accada più raramente.

Mentre un'Attinia sospesa verticalmente in un tubo da saggio o in una rete metallica raramente conserva la sua posizione per oltre due giorni, essa invece rimane per un tempo indefinito infitta nella sabbia in cui ha cacciato il piede. Qualche altro stimolo, oltre a quello della gravità deve trattenervela. E questo io credo sia lo stimolo di contatto della sabbia. A questa specie d'irritabilità io detti il nome di stereotropismo e ho dimostrato che essa determina le abitudini di molti animali.

Il geotropismo e lo stereotropismo positivi inducono il Cerianthus a scavarsi nella sabbia un buco verticale e lo stereotropismo positivo lo trattiene a permanenza nel buco. Da ciò vediamo che in questi animali avvengono reazioni abbastanza complicate, sebbene essi non posseggano un sistema nervoso centrale come quello degli animali superiori. Se incontrassimo simili reazioni in un animale superiore, noi saremmo inclinati *a priori* ad attribuirle alla complicata struttura del sistema nervoso centrale. Gli esperimenti fatti sulle Attinie ci indurranno forse a non essere così recisi in tale affermazione, se prima non

ne avremo motivi sufficienti. Un alto grado di complicazione nelle reazioni degli animali può essere raggiunto anche se il sistema nervoso centrale non esista o se esso rappresenti soltanto un conduttore protoplasmatico rapido e sensibile.

La *causa* delle complicate reazioni risiede adunque nella irritabilità e nella struttura degli organi periferici.

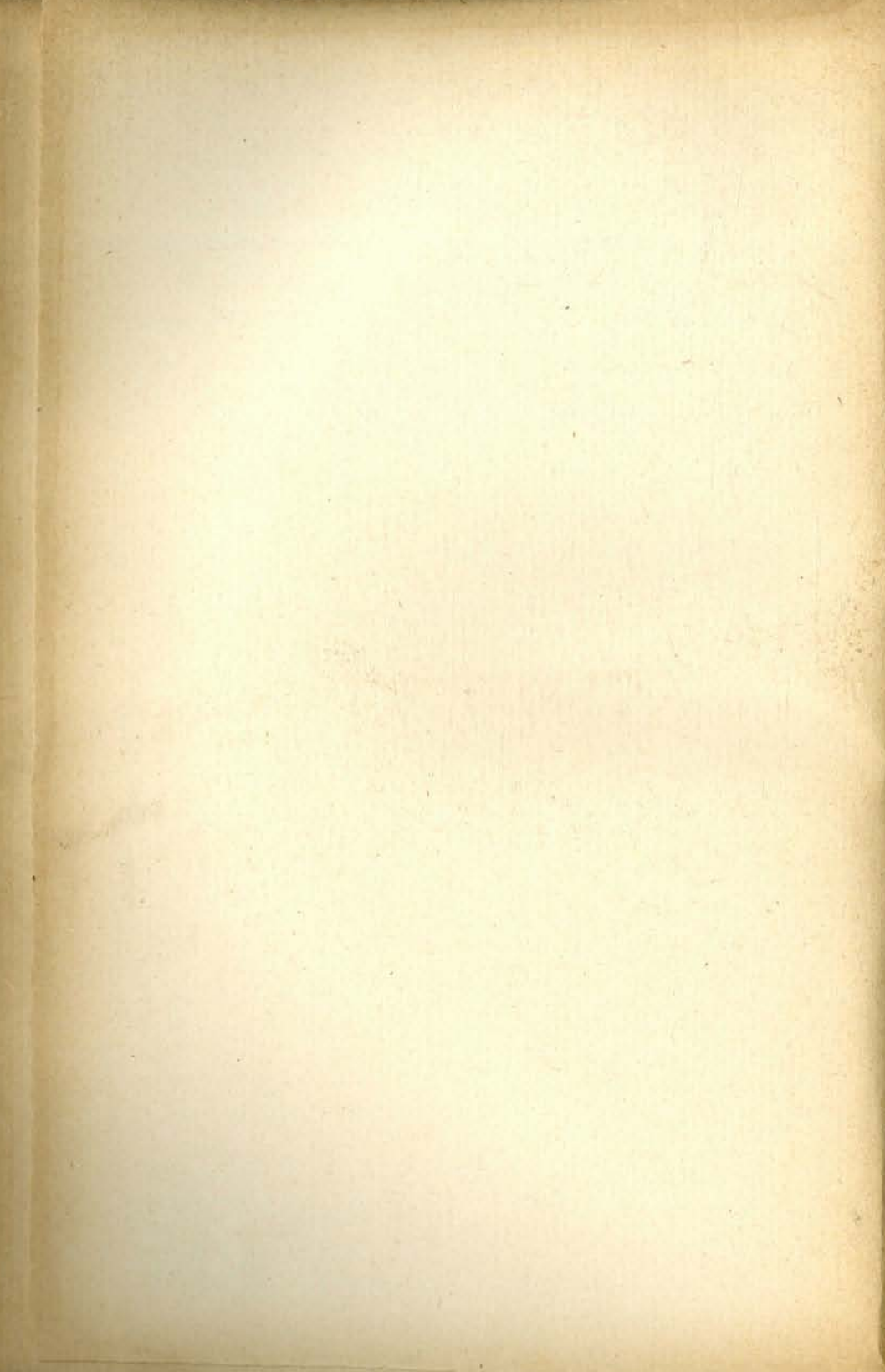
Bibliografia :

1. Loeb, J. *Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Thiere.* I. Würzburg, G. Hertz, 1891.

2. Loeb, J. *Zur Physiologie und Psychologie der Aktinien.* In *Pflüger's Archiv*, Bd. LIX., 1895.

3. Parker, G. H. *The Reactions of Metridium to Food and Other Substances.* In *Bulletin of the Museum of Comparative Zoölogy at Harvard College*, vol. XXIX., 1896.

4. Pollock, W. H. *On Indications of the Sense of Smell. In Actiniæ.* In *Journ. Linnean Soc.*, London, vol. XVI., 1882.

5. Nagel, W. *Experimentelle sinnesphysiologische Untersuchungen an Cœlenteraten.* In *Pflüger's Archiv, Bd.* LVII., 1894.

CAPITOLO V.

ESPERIMENTI SUGLI ECHINODERMI.

1. Il sistema nervoso di una Stella di mare consta d'un anello centrale che circonda la bocca (fig. 16), e di nervi periferici che s'irradiano da quest' anello, uno per braccio.

È ben noto che, se una stella di mare vien posta sul dorso, essa subito si rimetterà nella posizione normale con la bocca in giù. Nelle specie simili a quella rappresentata dalla fig. 16, il raddrizzamento è operato dai pedicelli ambulacrali che si trovano numerosi sulla superficie ventrale delle braccia. Questi pedicelli sono piccoli tubi a pareti muscolari, terminati a fondo chiuso, con l'estremo slargato in forma di piastrina.

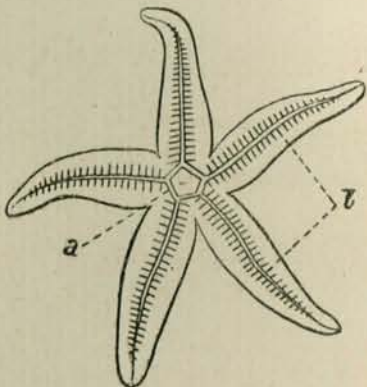



Fig. 16. Sistema nervoso d'una stella di mare.
a, anello nervoso centrale intorno alla bocca *b*, nervi periferici delle braccia.

Per mezzo di questa piastrina il pedicello può aderire ai corpi solidi come una ventosa di sanguisuga.

Se si mette una stella di mare sul dorso, i pedicelli di tutte le braccia si distendono in una volta e si muovono in qua e in là come se cercassero qualche cosa, e ben presto la punta d'uno o di più braccia s'incurva e tocca la superficie sottostante con

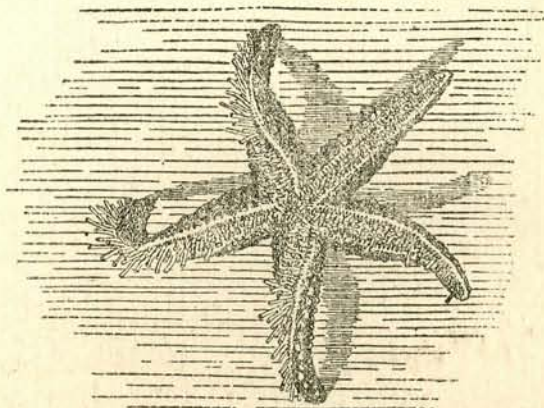



Fig. 17. MECCANISMO DI RADDRIZZAMENTO D'UNA STELLA DI MARE, POSTA SUL DORSO.

I pedicelli di tre braccia a sinistra stanno facendo forza, mentre gli altri stanno quieti; ciò determinerà una capovolta dell'animale, che sarà rimesso nella sua posizione naturale.

la sua faccia ventrale (fig. 17). I pedicelli di queste braccia aderiscono alla superficie e così l'animale può fare una capovolta e riacquistare la posizione normale.

Perchè ciò avvenga è essenziale che le cinque braccia non tentino tutte simultaneamente di riportare la stella col ventre in giù. Se gli apici delle

cinque braccia, o anche di quattro, tirassero insieme, l'animale non potrebbe rivoltarsi. Nelle Stelle di mare normali, munite di cinque braccia, tre sole cominciano l'operazione; le altre due stanno in riposo. Ma se noi distruggiamo la connessione nervosa tra le brac-

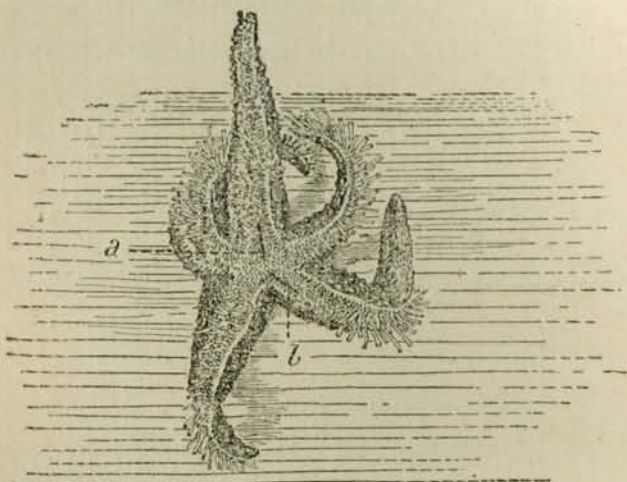



Fig. 18. Medesimo esperimento fatto con una stella di mare il cui anello nervoso è stato interrotto in due punti (*a* e *b*).
Le braccia a destra e a sinistra non sono più connesse dai nervi. Se un animale in queste condizioni vien messo sul dorso, i pedicelli di quattro o anche di tutte le braccia tirano contemporaneamente e l'animale non può raddrizzarsi.

cia, facendo, p. es., due incisioni in *a* e *b*, fig. 18, cessa la cooperazione tra le braccia. La Stella normale può raddrizzarsi in pochi minuti, ma quella rappresentata nella fig. 18 rimase sul dorso tutt'un pomeriggio, sebbene le braccia tentassero ostinatamente di

raddrizzarla. Gli esperimenti sembrano indicare che, in una stella di mare normale, lo stimolo prodotto dalla trazione eseguita da due o tre braccia in una stessa direzione abbia un' azione inibitoria sulle altre braccia. Questa inibizione cessa quando la connessione nervosa tra le singole braccia è interrotta. Romanes ebbe a constatare che un solo braccio, contenente il solo nervo periferico, si raddrizza se vien posto sul dorso. L'anello nervoso centrale funziona pertanto come un conduttore e non come un « centro » in questa reazione (1).

2. Nell'analizzare il riflesso di raddrizzamento della stella di mare, due possibili spiegazioni ci si offrono. O la gravità costringe la Stella a volgere la faccia ventrale verso il centro della terra, oppure la irritabilità di contatto, cioè lo stereotropismo, induce l'animale a portare la sua faccia ventrale a contatto dei corpi solidi. Il fatto che gli animali abbandonano il fondo orizzontale d'un acquario e si attaccano alle pareti laterali verticali, dimostra che la gravità non può invocarsi come causa. Preyer fece un esperimento, dal quale egli conchiuse che la stella di mare si raddrizza perchè è obbligata a tenere la faccia ventrale in giù. Egli sospese una stella di mare nel mezzo d'un acquario legando ciascun braccio per mezzo d' un filo a un sughero che galleggiava alla

superficie della vasca. Se la Stella era sospesa col dorso in giù, essa si rigirava. Ciò potrebbe suggerire l'idea che il raddrizzamento sia un fenomeno geotropico. Io ho ripetuto l'esperimento del Preyer e confermata la sua osservazione (2). Ma feci al tempo stesso un esperimento di controllo omesso dal Preyer. Legai la Stella di mare al pezzo di sughero in maniera che la sua faccia ventrale fosse rivolta in giù. Ma anche allora la Stella si capovolse. Ciò dimostra che la sospensione la rende irrequieta e le fa eseguire ogni sorta di movimenti e di capovolte. Io credo che la faccia ventrale della stella di mare sia positivamente stereotropica o, in altre parole, che essa divenga irrequieta se i suoi pedicelli ambulacrali non sono a contatto di corpi solidi.

3. Il Preyer asserisce che le stelle di mare sono « intelligenti ». Egli introdusse un braccio d'un'Ofiura in un tubo di gomma elastica per vedere se l'animale si sarebbe saputo sbarazzare di quel corpo che ostacolava i suoi movimenti; e vide che, dopo un certo tempo il braccio s'era « liberato » dal tubo. Io ho ripetuto l'esperimento e ho potuto convincermi che l'Ofiura non fa nessuna attenzione al tubo di gomma elastica. È vero ch'essa dopo un certo tempo si sbarazza del tubo sempre che questo non sia troppo stretto, ma si tratta sempre d'un puro caso e l'in-

telligenza non c'entra per nulla; tanto varrebbe chiamare intelligente la corda su cui sono sciorinati i panni quando questi vengon portati via dal vento. Il Romanes vide che, se un braccio d'una Stella marina viene stimolato, l'animale si muove in direzione opposta al braccio stimolato. Anche questo può parere un atto intelligente, perchè l'animale sembra saper evitare un pericolo.

Il defunto professor Norman richiamò la mia attenzione sul fatto che, quando un braccio d'una stella di mare viene stimolato, i pedicelli si contraggono e il braccio diventa immobile. Ma intanto le altre braccia, non stimolate, conservano la loro attività, epperò, per la legge del parallelogrammo delle forze, avviene un movimento in direzione opposta al braccio stimolato. L'intelligenza non entra per nulla nel fenomeno.

4. La tendenza ad arrampicarsi in su lungo una superficie verticale è una reazione molto spiccata negli Echinodermi e comunissima in altri animali, per esempio nell'*Actinia mesembryanthemum* del Mediterraneo e nelle Cocciniglie. Questa tendenza si ritrova anche in organismi vegetali — per esempio nei plasmodii — nei quali il Sachs la riconduce a un geotropismo negativo. Ripeterò qui la descrizione già pubblicata altrove del fenomeno com'esso si manifesta negli Echinodermi (3).

Chiunque osservi gli animali che vivono sulle rocce o sui pali presso la superficie del mare, quando l'acqua è cheta, avrà occasione di rilevare che gli Echinodermi sono sempre abbondanti. Molti di questi — p. esempio la *Cucumaria cucumis*, comunissima nel golfo di Napoli — vivono sempre presso la superficie, non oltre i 30 metri di profondità. Si può mostrare che le Cucumarie, come i plasmodii o le Coccinelle, quando sono su una superficie verticale, sono costrette a strisciare in su. La Cucumaria ha un esile corpo pentagonale, della lunghezza di una diecina di centimetri, con una corona di tentacoli intorno alla bocca, che occupa un estremo del corpo. Lungo il corpo corrono cinque creste e in queste si trovano in serie longitudinali dei pedicelli ambulacrali (come quelli delle stelle di mare), per mezzo dei quali l'animale s'arrampica anche lungo pareti di vetro levigate. Se la si mette in un acquario, essa striscia qua e là sul fondo, finchè càpita presso una delle pareti verticali; allora essa si arrampica in su, lungo questa, e rimane al punto più alto, possibilmente proprio sotto al pelo dell'acqua. Per solito questa posizione vien mantenuta e l'animale diventa un organismo sedentario.

Se si lascia aderire una Cucumaria a una lastra di vetro verticale, che possa girare intorno a un as-

se orizzontale entro l'acquario, la si vedrà arrampicarsi in su ogni qualvolta la lastra vien fatta girare. Non si tratta d'un movimento compensatorio prodotto dalla forza centrifuga, perchè durante la rotazione della lastra l'animale rimane tranquillo, e solo un quarto d'ora dopo avvenuta la rotazione comincia a emigrare verso la parte superiore. Nè questa emigrazione può dipendere dalla luce che viene dall'alto. Se gli animali si mettono in un acquario illuminato soltanto da un lato o da sotto, essi continueranno sempre ad arrampicarsi in su, lungo le pareti verticali. In una stanza oscura essi si comportano allo stesso modo.

Si potrebbe supporre che il bisogno d'ossigeno determini questo movimento ascensionale della Cucumaria verso la superficie dell'acqua. Ma può dimostrarsi che non è così. Se un largo vaso pieno d'acqua si capovolge nell'acquario, le Cucumarie che si trovano sotto al vaso cominciano a salire finchè arrivano al fondo di esso. Lo stesso accade se l'esperimento si dispone come è indicato nella fig. 19. Un ponte *B B* è posto nell'acquario A A, in maniera che la parte orizzontale di esso stia sotto la superficie dell'acqua. In questa parte orizzontale si trova un'apertura rotonda *o*, sopra cui si colloca il grosso vaso capovolto *a b c d* pieno d'acqua. L'acqua vien rinnovata a

bassa pressione in *o* attraverso un tubo di vetro *g*, convenientemente incurvato. Le Cucumarie si allontanano da *o* e rimangono nella parte più alta *c d*, o in quelle vicinanze sulle pareti verticali (fig. 19) dove finiscono per morire.

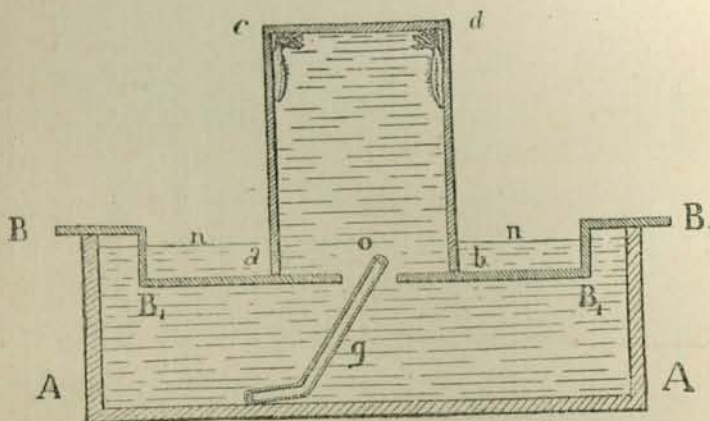



Fig. 19. Reazione geotropica della Cucumaria cucumis.

Gli animali sono in un vaso da pila (*a*, *b*, *c*, *d*), ripieno d'acqua e poggiato su di una traversa A A nell'acquario B B. La vasca è alimentata dal tubo g. da cui l'acqua vien fuori in *O*. Le cucumarie si raccolgono nella parte più alta (c. d.) del vaso.

Esperimenti fatti con la centrifuga non diedero alcun risultato perchè gli animali non si mossero durante la rotazione. La gravità può sola essere invocata per spiegarci il fenomeno, e io suppongo che essa agisca in una maniera simile a quella che si osserva in molti insetti — per esempio nelle farfalle appena venute fuori dalla crisalide. Le ali della far-

falla non si spiegano immediatamente, e essa corre senza posa in qua e in là, finchè non raggiunge una superficie verticale, sulla quale s'arrampica, rimanendovi per qualche tempo con la testa in su. Quando le ali sono spiegate, altre condizioni rendono nuovamente irrequieto l'insetto.

Grazie a questa loro dipendenza dalla gravità, le Cucumarie sono per necessità abitatrici delle regioni superficiali del mare. Se una larva fosse trascinata a grande profondità, il suo geotropismo negativo la costringerebbe a venir su, fino a raggiungere il punto più alto, o finchè la morte non ponga un termine all'ascensione.

Alcune Stelle di mare — come l'*Asterina gibbosa*, viventi presso la superficie dell'acqua — si comportano come la Cucumaria. Tutti gli esperimenti da me fatti sulle Cucumarie, riescono egualmente bene con l'*Asterina gibbosa*, con la sola differenza che questa, eccessivamente vorace com'è, non rimane a lungo al punto più alto della superficie verticale. Dopo due giorni, talora anche prima, essa comincia a muoversi o cade giù.

L'eliotropismo positivo ha naturalmente lo stesso effetto del geotropismo negativo. L' *Asterina tenuispina*, come l'*Asterina gibbosa*, vive alla superficie del mare. Essa non è tuttavia geotropica; ma positi-

vamente eliotropica. Misi un gran numero di individui delle due specie in un mucchio in un acquario, nel quale penetravano raggi di luce quasi orizzontalmente da un sol lato. In breve le due specie s'erano separate; le *tenuispinae* strisciando sul fondo s'erano dirette verso la sorgente luminosa. Le *gibbosae* si erano sparse un po' dappertutto sul fondo e s' andavano arrampicando sulle pareti verticali per nulla dirette dalla luce nei loro movimenti. Nel mare aperto, dove i raggi verticali della luce del giorno influiscono molto sull'orientazione degli animali, l'eliotropismo positivo deve attirare l'*Asterina tenuispina* alla superficie, come il geotropismo negativo vi spinge l' *Asterina gibbosa*.

Preyer accenna brevemente nel suo voluminoso lavoro sui *Movimenti delle Stelle di mare* alla « tendenza di questi animali a salire » « La forte tendenza a salire propria delle Stelle di mare e delle Ofiure non può ascriversi a mancanza d'aria, a mancanza di alimento, a cambiamento di temperatura o di correnti, o a un desiderio di luce, dappoichè esse salgono anche quando queste condizioni sono eliminate. Probabilmente qualche particolarità del fondo o proprio di quel punto del fondo dove si trova l'animale contraria la funzione dei pedicelli. Gli animali non possono più rimanervi e quindi si muo-

vono in su. Ma è possibile che dei parassiti, da me spesso trovati nei solchi ambulacrali, sieno la causa determinante di questa ascensione, perchè gli stimoli ad essi dovuti venendo dal basso potrebbero sembrare venuti dal fondo ».

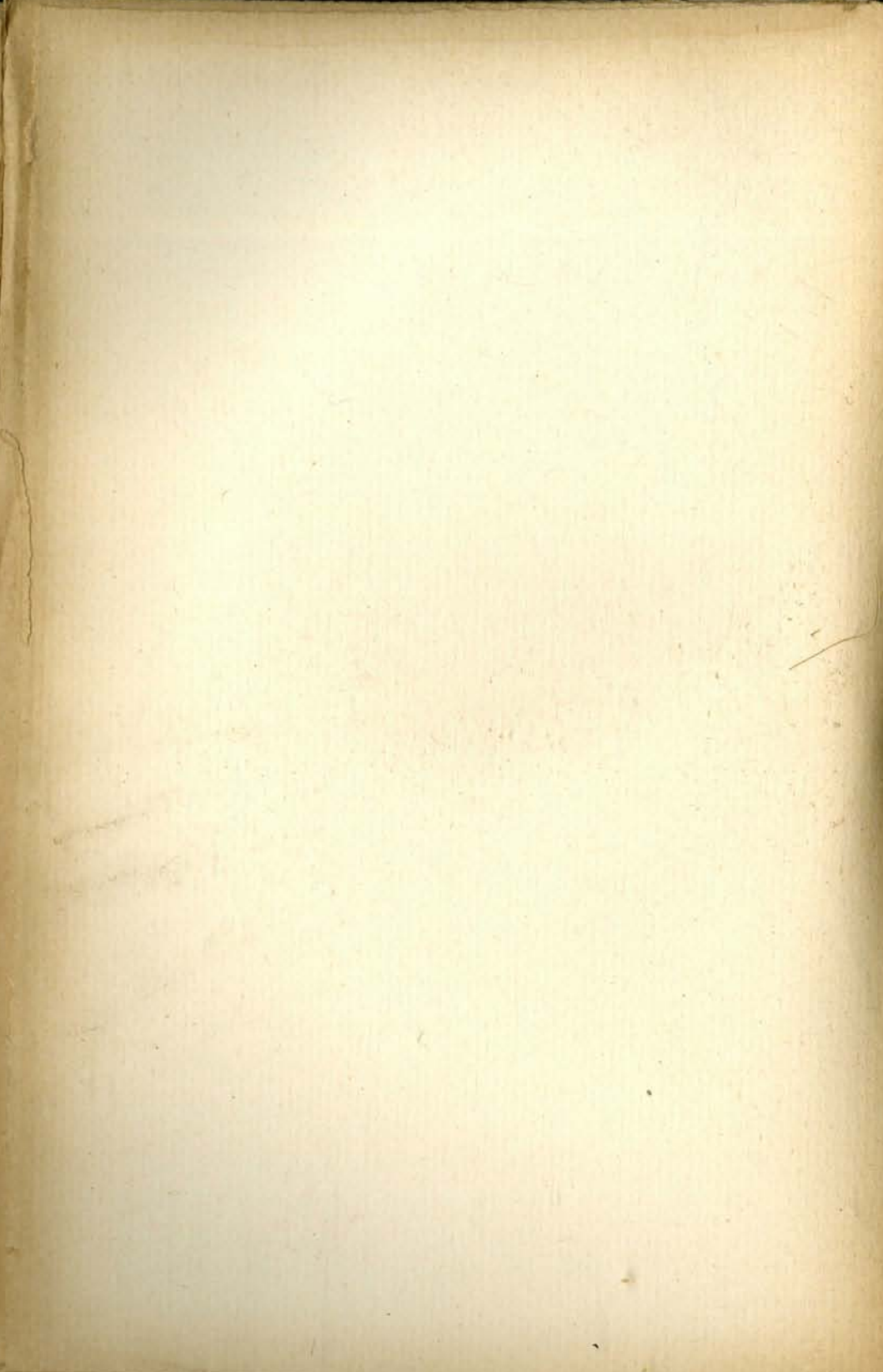
La prima asserzione in questo ragionamento è erronea; abbiamo visto invece che la luce attira in su l'*Asterina tenuispina*. In secondo luogo, il carattere del fondo non determina il fenomeno. Se si mette l'*Asterina gibbosa* in una scatola cubica a pareti di vetro, essa abbandona la faccia orizzontale e s'arrampica su una faccia verticale. Se si fa girare allora la scatola di 90° intorno a un asse orizzontale, quella faccia, divenuta ora inferiore, viene abbandonata. L'animale si arrampica in su e si trattiene su quella faccia che esso aveva abbandonata quando era orizzontale.

Finalmente se, come suppone il Preyer, i parassiti costringono l'animale a salire, riesce difficile a capire perchè non lo farebbero poi scendere anche dalle pareti verticali. Ma è un fatto che tanto *Asterina gibbosa* quanto *Cucumaria cucumis* rimangono al punto più alto delle pareti verticali. Io credo che si stia più vicini alla verità con l'attribuire i movimenti ascensionali di certe Stelle di mare all'influenza della gravità.

BIBLIOGRAFIA.

1. ROMANES, G. J. *Jelly-fish, Starfish and Sea Urchins*, New York, 1893.

2. PREYER, W. *Ueber die Bewegung der Seesterne*. In *Mittheilungen aus der zoologischen Station zu Neapel*, Bd. VII, p. 96.

3. LOEB, J. *Ueber Geotropismus bei Thieren*. In *Pflüger's Archiv*, Bd. XLIX, 1891.

CAPITOLO VI.

ESPERIMENTI SUI VERMI.

1. In questo capitolo prenderemo in esame separatamente due sorte di vermi: primo, quelli in cui i ganglii nervosi sono tutti riuniti insieme nella parte anteriore (cefalica, se vuolsi) — come le Planarie; secondo, quelli muniti di una catena di ganglii disposti segmentalmente — quali sono gli Anellidi.

Le Planarie marine e quelle d'acqua dolce non differiscono molto nella loro organizzazione; tuttavia possono manifestare reazioni diverse quando perdono il ganglio anteriore.

Fig. 20. Thysanozoön Brocchi, planaria marina.

g. cervello (ganglio anteriore); *m*. bocca; *n* nervo longitudinale (figura diagrammatica dal Lang).

Il Thysanozoon (Brocchi), fig. 20, è una Planaria marina comunissima nel golfo di Napoli, della lun-

ghezza di 1 a 3 centimetri e larga quasi altrettanto. L'estremo orale del corpo, riconoscibile ai due tentacoli (*g*, fig. 20), contiene il cervello, che consiste in due ganglii riuniti, da cui partono una serie di nervi contenenti singole cellule ganglionari; due tronchi nervosi principali corrono longitudinalmente lungo tutto il corpo (*n*, fig. 20). Alla periferia si trova un plesso o rete nervosa (1). Il sistema nervoso centrale è rappresentato dai due ganglii anteriori. Come tutte le Planarie, il Thysanozoon striscia sulle pareti dell'acquario o sul pelo dell'acqua. Esso differisce dalle Planarie d'acqua dolce per la sua facoltà di potere anche eseguire veri movimenti di nuoto. Coi lati del corpo esso batte l'acqua con movimenti paragonabili a quelli delle ali d'una farfalla. Se, mentre un Thysanozoon sta scivolando lungo la superficie dell'acqua, lo si taglia in due trasversalmente, servendosi d'un paio di forbici, la parte

Fig. 21. THYSANOZOÖN TAGLIATO TRASVERSALMENTE.

Il pezzo anteriore *a*, contenente il cervello, manifesta movimenti spontanei; il pezzo posteriore no.

posteriore (*b.* fig. 21) cade immediatamente al fondo, mentre la parte orale (*a.* fig. 21), contenente il cervello, continua a progredire come se nulla fosse avvenuto. Se il taglio si pratica con un coltello affilato, mentre la Planaria striscia su di una lastra di vetro, il pezzo anteriore continua a strisciare, mentre il posteriore si arresta di botto. Sicchè il movimento spontaneo di progresso nel Thysanozoon sembra essere una funzione della parte del corpo che contiene il cervello (2).

Ambedue i pezzi d'un Thysanozoon così tagliato continuano a vivere e rigenerano le parti mancanti. Il pezzo anteriore rigenera però più rapidamente dell'altro, che deve formare una nuova testa. Non ho esaminato se questo formi anche un nuovo cervello. Tenni pezzi simili in vita per quattro mesi. La spontaneità nel pezzo posteriore non tornò mai; quella della parte anteriore rimase inalterata.

Se mettiamo un Thysanozoön normale sul dorso, esso subito ripiglia la sua posizione naturale. Potremmo credere che i movimenti necessarii a raggiungere tale scopo, come quelli per la locomozione, siano una funzione del cervello; ma non è così. Un Thysanozoon privato del suo cervello si raddrizza se posto sul dorso, sol che la reazione avviene più lentamente che non nell'animale normale, o anche in un pezzo taglia-

to, che contenga il cervello. In questo caso ancora vediamo il sistema nervoso essere soltanto un acceleratore della reazione.

Se, invece di tagliare in due completamente un Thysanozoon, lasciamo i due pezzi uniti per uno stretto istmo da un lato, in maniera che (fig. 22) il pezzo posteriore non possa ricevere innervazione diretta dal cervello mediante i nervi longitudinali, la trasmissione degli stimoli sarebbe sempre possibile attraverso il plesso nervoso laterale.

Un animale così operato fu posto sul fondo dell'acquario; il pezzo anteriore cominciò subito a muoversi, mentre quello posteriore cercava di aderire al fondo. Il secondo però cedette presto alla trazione esercitata dal primo e partecipò ai movimenti locomotorii di esso in modo perfettamente coordinato, come se mai esistesse una incisione. Dopo un certo tempo il pezzo anteriore girò su sè stesso e passò sul dorso del posteriore che fu tirato indietro passivamente e capovolto. Esso subito si raddrizzò e si mise a progredire attivamente nella stessa direzione tenuta dal pezzo anteriore.

I cambiamenti di direzione si originavano sempre nel pezzo contenente il cervello e non erano mai trasmessi direttamente al pezzo posteriore. Ma se il pezzo anteriore continuava a muoversi per un certo

tempo in una data direzione e con la stessa velocità, lo stesso movimento presto era adottato dal pezzo posteriore. Sicchè il pezzo posteriore non si comportava proprio come un pezzo a cui s'è tolto il cervello, dappoichè eseguiva movimenti di locomozione, nè come un Thysanozoon normale, perchè aveva perduta la sua spontaneità. Ciò diviene anche più evidente in seguito alle osservazioni seguenti. Io gittai un Thysanozoon operato in tal guisa in una vasca piena d'acqua. Ambedue i pezzi eseguirono movimenti di nuoto sincroni. Il pezzo anteriore ben presto raggiunse la parete verticale dell'acquario e cominciò a strisciare in su.

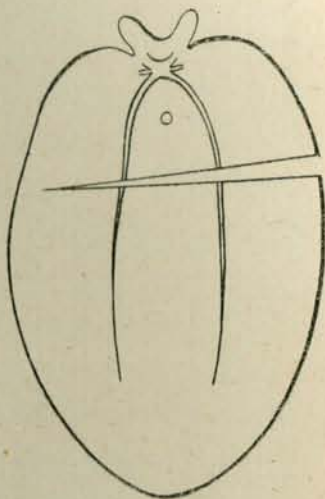



Fig. 22. Thysanozoon con taglio trasversale incompleto.

In seguito al cambiamento di direzione del pezzo anteriore, l'istmo che riuniva i due pezzi si torse e il dorso del pezzo posteriore venne a contatto col vetro, mentre la faccia ventrale era rivolta verso l'acqua. Il pezzo posteriore cominciò allora a eseguire movimenti di nuoto seguendo così quello anteriore, che progrediva strisciando. Ciò mostra che il pezzo

posteriore non è trascinato soltanto passivamente, ma prende una parte attiva nella locomozione quando il movimento è continuo. Ciò risulta anche evidente dal fatto che esso frequentemente si arrampica sul dorso del pezzo anteriore se questo subitaneamente rallenta la sua andatura.

Questi esperimenti dimostrano che un Thysanozoön a cui è stato asportato il cervello non è più capace di movimento spontaneo, nè può essere indotto a eseguire movimenti di locomozione mediante stimoli esterni. Se lo si tocca avvengono soltanto delle contrazioni locali.

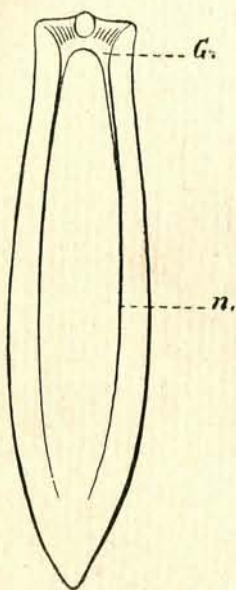



Fig. 23. PLANARIA D'ACQUA DOLCE (Planaria torva).
G. cervello, n. tronco nervoso longitudinale, (dal Jijima).

2. Il cervello e il sistema nervoso delle Planarie d'acqua dolce (fig. 23, dal Jijima) sono così simili a quelli delle Planarie marine, che, pel nostro scopo non è necessario di darne una descrizione speciale. La principal differenza sta probabilmente in ciò, che i due tronchi nervosi longitudinali contengono un numero maggiore di cellule ganglionari, che formano quasi dei gruppi segmentali. Da queste somiglianze, sembrerebbe doversi conchiu-

dere che le funzioni cerebrali delle Planarie d'acqua dolce sieno analoghe a quelle dei Policladi. Tuttavia non è così. Se dividiamo in due con un taglio trasversale una Planaria d'acqua dolce, per esempio una *Planaria torva*, la metà posteriore priva di cervello continua a muoversi strisciando altrettanto bene quanto la metà anteriore. La spontaneità non è dunque nella *Planaria torva* una funzione del cervello. Ogni pezzo dell'animale, purchè non sia troppo piccolo, può eseguire movimenti spontanei. Gli animali decapitati procedono con l'estremità anteriore rivolta all'innanzi come quelli normali (2).

Dobbiamo ora domandarci per qual motivo i movimenti spontanei cessino nel Thysanozoon, cui viene amputato il capo, mentre continuano nelle Planarie d'acqua dolce anche dopo tale mutilazione. Si sarebbe tentati di dar ragione di questa differenza col maggior numero di cellule ganglionari sparse lungo i tronchi nervosi longitudinali delle planarie d'acqua dolce. Ma col sussidio della fisiologia comparata può dimostrarsi l'insostenibilità di questa tesi.

Nel Gambero, il ganglio sottoesofageo, insieme alla catena ganglionare sottointestinale, rappresenta un sistema ganglionare molto più altamente sviluppato che non sieno i tronchi nervosi longitudinali d'una *Planaria torva*. Ma, con tutto ciò noi vedremo che un

Gambero che conservi quei ganglii, ma sia privato dei ganglii sopraesofagei, non si muoverà più spontaneamente. Noi vedremo, inoltre, che una Rana che ha perduto gli emisferi cerebrali e i talami ottici non si muove spontaneamente, sebbene possegga nel suo midollo spinale un apparecchio ganglionare di gran lunga più ricco di quello della *Planaria torva.* Ma la stessa Rana si muoverà di nuovo spontaneamente se le vengono tolti ancora i lobi ottici e la parte commessurale del midollo allungato. I movimenti di locomozione spontanei non sono una funzione specifica dei ganglii o delle cellule ganglionari; noi li osserviamo anche nelle Spore ciliate delle Alghe e nei Batteri. Perchè il *Thysanozoön* decapitato non si muova più spontaneamente e una Planaria d'acqua dolce decapitata continui a muoversi, non siamo ancora in grado di dire. È possibile che la differenza tra le Planarie d'acqua dolce e quelle marine sia della stessa natura di quella tra le Idromeduse e gli Acalefi. Negli Acalefi, tanto il margine, quanto la parte centrale dell' ombrella, battono ritmicamente nell'acqua di mare, mentre nelle Idromeduse il movimento ritmico si manifesta soltanto nella parte marginale che possiede l'anello nervoso.

Ma noi riuscimmo a dimostrare come tal differenza fra le due classi di Meduse non sia tanto dovuta

a differenze morfologiche, quanto a differenze chimiche o fisiche. Anche la parte centrale d'una Idromedusa ha contrazioni ritmiche, se si riduce la quantità dei ioni di calcio nell'acqua di mare. Per le Planarie marine potrebbe verificarsi lo stesso caso e ulteriori esperimenti condurranno forse alla conchiusione, che un cambiamento nella costituzione dell'acqua di mare rende possibile la locomozione spontanea della metà posteriore del Thysanozoon.

Degno di particolare interesse è il modo di comportarsi della *Planaria torva* verso la luce. Quest'animale si mostra molto sensibile ai cambiamenti dell'intensità luminosa. Se lo si porta bruscamente dall' oscurità alla luce, esso comincia a muoversi. Dapprincipio la direzione del movimento sembra essere influenzata dalla luce, perchè gli animali si allontanano dalla sorgente luminosa, quasi fossero negativamente eliotropici. Ma essi non si affollano al punto più lontano dalla sorgente luminosa come fanno gli organismi a eliotropismo negativo, bensì si disperdono in tutte le direzioni e finiscono per soffermarsi nei punti dove la luce è relativamente più debole. Sembrerebbe da ciò come se un aumento d'intensità della luce li inducesse a muoversi e una diminuizione a fermarsi. Ciò spiegherebbe anche il fatto che di giorno le Planarie si trovano sempre sotto le pietre o in

luoghi relativamente oscuri. Io ho il sospetto che esse comincino ad andare attorno la notte e si fermino quando ritorna il giorno. Ho ripetuto più volte l'esperimento di coprire al mattino una metà della vaschetta con carta nera. Durante il giorno nessun cambiamento avveniva ; ma il giorno seguente tutti gli animali si trovavano nella parte coperta della vaschetta. La sola spiegazione possibile di questo fatto è che le Planarie si sparpagliano qua e là nella vaschetta durante la notte e si fermano al far del giorno nella parte più oscura. Le Planarie posseggono al polo orale non soltanto un cervello, ma anche degli occhi abbastanza bene sviluppati. Mi venne in mente di vedere se una Planaria decapitata, pur avendo perduti cervello e occhi, mostrasse le medesime reazioni verso la luce d'un animale normale. Le reazioni si conservano in maniera sorprendente. A sera, una sessantina d'individui di *Planaria torva* furono tagliati trasversalmente proprio dietro alla regione occupata dal cervello e dagli occhi. Tutti furono messi in una vaschetta a pareti verticali coperta per metà con carta nera. Al mattino seguente tutti i pezzi, tanto gli anteriori, quanto i posteriori , furono trovati nella parte coperta, dov'essi erano sparsi con notevole uniformità. Nella parte scoperta della vaschetta trovai pochi pezzi, anteriori e

posteriori, riuniti insieme in un angolo dove l'intensità della luce era minima. Ripetendo l'esperimento su Planarie normali ottenni lo stesso risultato. Quando le Planarie decapitate erano ferme nella parte coperta della vaschetta, e si toglieva bruscamente la carta nera senza smuovere la vaschetta, le Planarie cominciavano subito a muoversi dalla parte opposta alla luce e poi si raccoglievano dove l'intensità luminosa era minore. La reazione avveniva proprio come nelle planarie normali, sol che richiedeva un tempo più lungo in quelle senza cervello. Nei pezzi con cervello e occhi, la reazione cominciava circa un minuto dopo l'esposizione alla luce; nei pezzi decapitati, circa cinque minuti dopo. In questo esperimento usai come stimolo la semplice luce diffusa del giorno. In un vaso rotondo a pareti verticali, le Planarie non si raccolgono, come animali spiccatamente eliotropici, dalla parte rivolta verso la finestra o dalla parte opposta, ma a destra e a sinistra. Le Planarie decapitate fanno lo stesso. Tutte queste reazioni avvengono il giorno seguente a quello dell'operazione; è necessario servirsi sempre di materiale fresco.

Dopo quel che s'è detto, mi pare quasi inutile di menzionare che i pezzi di *Planarie torva*, cui è stato tolto il cervello, si raddrizzano come gli animali normali.

Secondo taluni autori, una Stella di mare rappresenterebbe una colonia di tanti animali quante sono le braccia. Noi abbiamo veduto, che queste reagiscono armonicamente sempre che non sia interrotta la loro connessione nervosa. Nelle Attinie, in cui s'è fatta sviluppare artificialmente una seconda testa, non esiste una siffatta armonia; per esempio le due teste competono per appropriarsi lo stesso pezzo di carne. Per mio suggerimento il Dr. van Duyne tentò di produrre artificialmente delle Planarie a più teste. Gli riescì di ottenerne perfino con sei teste. La fig. 24 rappresenta un individuo a due teste. Se le teste erano abbastanza lontane, esse non si movevano più sincronamente nella stessa direzione, e la trazione in direzioni opposte (fig. 25) era così forte da lacerare in due l'animale (6).

Fig. 24. Planaria a due teste prodotta artificialmente. (Dal van Duyne).

3. Negli Anellidi troviamo una disposizione segmentale del sistema nervoso centrale, quale si rileva anche negli Artropodi e nei Vertebrati. Per rendere più facile il nostro compito conviene immaginare che l'animale segmentato sia una colonia di altrettanti singoli individui quanti sono i segmenti (e i ganglii) del

corpo. In tale ipotesi ogni segmento può paragonarsi a un'Ascidia, il cui sistema nervoso consiste come sappiamo, d'un solo ganglio. Le fibre e le cellule di ciascun ganglio formano nel segmento che li contiene un ponte protoplasmatico tra la pelle e i muscoli. Tuttavia se uno stimolo agisce su di un segmento, l'effetto non rimane localizzato in esso, poichè i ganglii dei varii segmenti sono uniti fra di loro per mezzo di fibre nervose, le così dette commessure longitudinali. Grazie a queste, la stimolazione originatasi in un dato segmento vien trasmessa ai ganglii adiacenti e da questi via via agli altri, finchè essa raggiunge l'estremo del corpo.

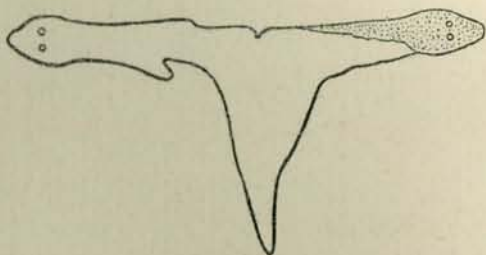



Fig. 25. Planaria a due teste che cercano di muoversi in direzioni opposte e così facendo dilacerano il comune corpo (dal van Duyne).

Il sistema nervoso centrale degli Anellidi corrisponde al midollo spinale dei Vertebrati e consiste in una semplice catena di ganglii. Questi son tutti situati verso la faccia ventrale dell'animale, ad eccezione del primo verso il capo (ganglio sopraesofageo), posto al disopra dell'esofago dalla parte dorsale (fig. 26). Que-

sto ganglio è unito al primo ganglio sottoesofageo per una doppia commessura, che forma, insieme ai gangli, una specie d'anello attraverso cui passa l'esofago.

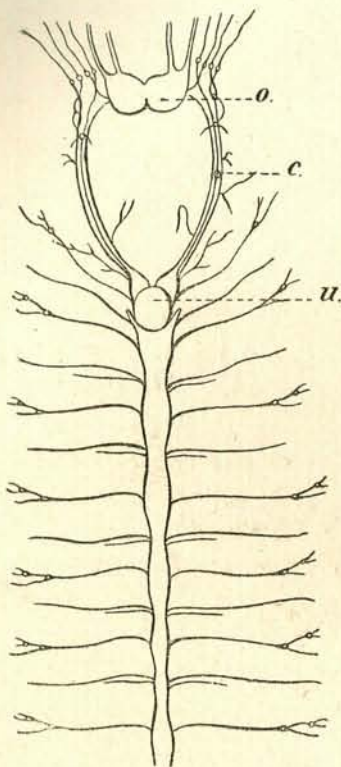



Fig. 26. CERVELLO E GANGLII SEGMENTALI D'UN ANELLIDE (NEREIS).

s. Ganglio sopraesofageo o cervello; *c*, commessura; *u* ganglio sottoesofageo (dal Claparède).

Il ganglio sopraesofageo può chiamarsi cervello, sebbene questa denominazione sia puramente arbitraria, stante la scarsissima analogia esistente fra i Vertebrati e gli Anellidi.

Qui ci si presenta una questione, che è per noi di fondamentale importanza; se, cioè, il cervello sia semplicemente un ganglio segmentale oppure un organo di ordine superiore che regoli e guidi l'attività degli altri ganglii.

Cominceremo la nostra analisi delle funzioni nervose dal lombrico. Ne esamineremo dapprima la locomozione e cercheremo di rispondere al quesito, se il movimento di locomozione coor-

dinato, cui partecipano tutti i segmenti del corpo, dipenda dal cervello (*o*, figure 27 e 28). La locomozione del Lombrico è un processo semplicissimo. Le setole vi hanno una parte essenziale, sebbene esse sieno invisibili all'occhio nudo; esse funzionano come appendici locomotorie e dànno all'animale un punto d'appogio sul suolo. I veri muscoli locomotori si trovano però nello strato muscolare cutaneo. Questo è fatto di fibre circolari e di fibre longitudinali. Quando il Lombrico comincia a muoversi, le fibre circolari si contraggono dapprima, facendo diventare il corpo più lungo e più sottile. Le setole sono rivolte all'indietro e, stante la resistenza presentata dal suolo, impediscono all'animale di retrocedere. Per conseguenza la testa viene spinta innanzi. Non appena il massimo allungamento è stato raggiunto, i muscoli longitudinali si contraggono a loro volta e il corpo si accorcia. Essendo tuttora le setole rivolte all' indietro, l'accorciamento non può realizzarsi se non coll'avvicinarsi dell'estremità posteriore all'anteriore, os-

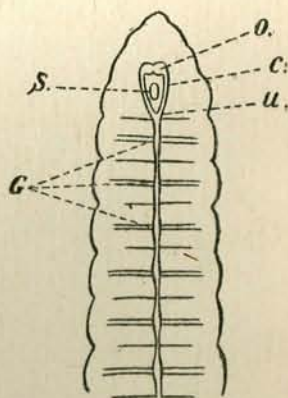



Fig. 27. SISTEMA NERVOSO CENTRALE D'UN LOMBRICO VISTO DAL DORSO.
o. ganglio sopraesofageo; *c* commessura; *u*, ganglio sottoesofageo; S. faringe; G, gangli della catena ventrale.

sia al capo. Epperò il Lombrico è costretto a muoversi in avanti. Che cosa accadrà ora se recidiamo la catena ganglionare nel mezzo del corpo o se asportiamo alcuni ganglii in questa regione? Il pezzo anteriore si muoverà forse indipendentemente da quello posteriore? Benedetto Friedländer ha fatto un simile esperimento e ha potuto constatare che, malgrado la interruzione del sistema nervoso centrale, la coordinazione persiste (4). Se la porzione anteriore comincia a muoversi, la posteriore si muoverà anche nella stessa direzione e con la stessa velocità. Questo fatto è contrario all'idea che la coordinazione nei lombrichi sia dovuta a un particolare centro di coordinazione situato nel cervello. Ma come dunque avviene la coordinazione?

Fig. 28. SISTEMA NERVOSO CENTRALE DEL LOMBRICO VISTO DI LATO.
o, ganglio sopraesofageo o cervello; *u*, ganglio sottoesofageo; *D*, intestino; *G*, ganglii della catena ventrale.

Quando il pezzo anteriore si allunga e poi tenta di accorciarsi contraendo i suoi muscoli longitudinali, la pelle del pezzo posteriore vien distesa. Questa trazione rappresenta probabilmente lo stimolo, che determina la contrazione riflessa o forse anche diretta dei muscoli del pezzo posteriore. Per tal gui-

sa, malgrado l'interruzione della connessione nervosa, rimane la possibilità della coordinazione fra la parte anteriore e la posteriore. Friedländer ottenne un'altra prova del fatto tagliando completamente in due l'anellide e riunendo le due metà per mezzo di fili. Anche allora il pezzo anteriore si muoveva in perfetta coordinazione col posteriore. Questi fatti dimostrano che il cervello non ha nessuna funzione essenziale nella coordinazione dei movimenti di locomozione del Lombrico.

Qual'è dunque la funzione del sistema nervoso centrale nella coordinazione? Esso serve soltanto come un rapido trasmettitore degli stimoli. Il Friedländer ha dimostrato, che i rapidi movimenti, che si manifestano in un Lombrico, in seguito a uno stimolo brusco, non si trasmettono più alla parte posteriore del corpo quando la catena ganglionare è interrotta. Ma se la connessione nervosa è interrotta così che gli stimoli non possono essere trasmessi lungo i nervi, le parti periferiche sono sufficienti a rendere possibili i movimenti coordinati.

Si potrebbe credere che negli animali superiori la coordinazione dei movimenti locomotori sia di natura del tutto diversa da quella dei Vermi. Sol che un'osservazione fatta dal Goltz ci mostra che, nei cani, per lo meno, non è così. Quando un cane, cui è stato reciso in un punto il midollo spinale, viene sollevato

dal suolo e tenuto per le zampe anteriori, in modo che la parte posteriore del corpo resti sospesa verticalmente, si manifesta un fenomeno notevole; le gambe posteriori, cioè, eseguono movimenti pendolari simili a quelli della locomozione. È probabile che questi movimenti sieno prodotti dal distendersi passivamente della pelle sulla faccia ventrale dell'articolazione dell'anca a causa del peso delle gambe. Essi possono paragonarsi alla contrazione riflessa dei muscoli longitudinali del Lombrico, dovuta al distendersi della pelle. Grazie al detto riflesso, la locomozione coordinata sarebbe possibile anche in un cane con midollo spinale reciso, se il cane potesse reggersi sulle sue gambe posteriori. I movimenti ambulatorii delle gambe anteriori produrrebbero la distensione della pelle necessaria a provocare i movimenti ambulatorii di quelle posteriori. Se un cane con midollo spinale interrotto non si diporta come un Lombrico con catena nervosa ventrale interrotta, per quel che concerne i movimenti coordinati di locomozione, ciò dipende non tanto da differenze nelle funzioni degli *organi centrali*, quanto da un diverso sviluppo degli organi della pelle e di quelli della locomozione. Se il cane, invece delle sue lunghe gambe articolate, possedesse dei brevi monconi, noi avrem-

mo dopo l'interruzione del midollo spinale, lo stesso fenomeno della locomozione constatato nel Lombrico.

L'irritabilità delle varie parti degli organi periferici e la sola disposizione segmentale degli elementi nervosi bastano a mantenere la locomozione dal momento che questa è cominciata. La giustezza di una tale interpetrazione vien confermata da esperimenti sulle Nereis eseguiti nel mio laboratorio da S. S. Maxwell (5). In questi Anellidi, la coordinazione dei movimenti del pezzo anteriore e di quello posteriore viene infatti abolita col taglio della catena gangliona-re, perchè le incisioni profonde tra i singoli segmenti impediscono che l'intero strato muscolo-cutaneo venga disteso uniformemente. La struttura della catena nervosa ventrale nella Nereis e nel Lombrico è così simile, che non avremmo ragione di ricercarvi le condizioni che producono tale diversità di effetti. Nei Lombrichi il Maxwell potè confermare le osservazioni del Friedländer. Risultati simili, sebbene non così spiccati, ottenni con le sanguisughe (2).

Se si divide in due un lombrico, il pezzo posteriore, privo di cervello, continua i movimenti di locomozione. Questo fatto viene in appoggio dell'opinione che il cervello non abbia nessun controllo sui movimenti locomotori.

4. Resta ora a sapersi se le altre funzioni caratteristiche del Lombrico sieno funzioni cerebrali o segmentali. Se mettiamo un *Lumbricus foetidus* in un vaso trasparente chiuso, esso ci appare dotato di stereotropismo positivo. Non appena esso ha raggiunto un angolo del vaso, lo si vede rimanervi e strisciare lungo lo spigolo, dove il vetro può toccarlo dai due lati. Essi sono anche sensibili alle differenze d'illuminazione e rimangono nei punti dove la luce è più debole. Sembra anche, che quando uno o più lombrichi si soffermano in un punto, gli altri più speditamente si vanno a fermare allo stesso punto. Questo sarebbe un esempio di « socievolezza » tra gli animali inferiori.

Si tratta, invece, probabilmente d'un esempio d'irritabilità chimiotropica. Le secrezioni superficiali che emanano dal corpo del Lombrico hanno un'azione sedativa sugli altri individui della medesima specie; perciò essi divengono tranquilli quando vengono a contatto con un verme della stessa specie. Questi stimoli chimici tendono a imprigionare gli animali allo stesso modo che un minimo relativo di luce. A questo proposito va menzionato che quando gli animali sono sensibili a differenze d'intensità luminosa, i raggi meno refratti, che passano attraverso un vetro rosso, han-

no su di essi un effetto minore dei raggi più fortemente refratti, che passano attraverso un vetro azzurro. I Lombrichi si acquetano più presto sotto a un vetro rosso che non sotto a un vetro blu.

Come si comportano a questo riguardo i Lombrichi decapitati? Essi mostrano lo stesso stereotropismo dei normali. Quando hanno raggiunto un angolo del recipiente, essi non mostrano nessuna tendenza ad abbandonarlo. Essi manifestano anche la stessa reazione verso la luce, rimanendosene nei punti debolmente illuminati e allontanandosene quando l'intensità luminosa aumenta. Anche su di essi la luce che passa per un vetro blu ha l'effetto di una luce più intensa, mentre quella che passa per un vetro rosso agisce come luce di minore intensità (2).

In tutti questi esperimenti i pezzi decapitati strisciano movendosi indifferentemente con l'estremo cefalico o col codale diretto in avanti.

È interessante notare, che, per lo stimolo della luce, il tempo della reazione non è sensibilmente maggiore nei vermi decapitati. Gli animali adoperati per l'esperimento erano in una cassetta che permetteva di esporli bruscamente alla luce diffusa del giorno senza scuoterli. I Vermi decapitati cominciavano a muoversi da tre a diciotto secondi dopo essere stati espo-

sti alla luce. Per gli animali normali l'intervallo di tempo era quasi lo stesso.

Il *Lumbricus foetidus* vive nel concio in decomposizione e probabilmente vi è trattenuto dalla natura chimica di alcune sostanze che vi si trovano contenute. Se il fondo d'una cassetta si copre per metà di carta bibula umida, per metà di un sottile strato di concio, tutti i vermi normali posti sulla carta ben presto vanno a raccogliersi sul concime. I pezzi decapitati fanno lo stesso. Quando sono posti sulla carta, essi non sono attratti direttamente dall'odore del concio; ma non appena, muovendosi in qua e in là, vengono con quello a contatto, vi passano su e vi rimangono. Dopo poco tempo tutti i Lombrichi decapitati sono sul concio. Se posti su un mucchio di concio, molti vi si addentrano in poco tempo. Ciò non è dovuto soltanto alla tendenza a sottrarsi alla luce, perchè la stessa reazione avviene anche nell'oscurità (2).

Tutte le reazioni proprie dei Lombrichi normali persistono dunque in quelli senza testa; ciò dimostra che il cervello (ganglio sopraesofageo) non ha in questo caso nessuna funzione direttiva.

Non saremo mai abbastanza cauti nel trarre conchiusioni intorno alla funzione principale d'un ganglio. La Nereis, un anellide di organizzazione molto

più complessa che non sia il Lombrico, si approfonda nella sabbia; ma, se vien decapitata, non si nasconde più. Si sarebbe tentati di credere che ciò dipenda dall'assenza del cervello, eppure non è così. Altri esperimenti m'avevano condotto a supporre che l'azione « spontanea » o « istintiva » del nascondersi nella sabbia fosse semplicemente un riflesso provocato da stimoli di contatto dovuti alla sabbia. Cercai allora di vedere se non sarebbe stato possibile in certe condizioni, di provocare lo stesso riflesso in animali senza cervello. Misi sulla sabbia una Nereis decapitata; come al solito, essa non si mosse. Allora, a poco, a poco cominciai a ricoprire la sua estremità anteriore con della sabbia. Il resto del corpo cominciò immediatamente a eseguire i movimeti tipici diretti a scavare la sabbia. Contemporaneamente le glandule cominciarono a secernere la sostanza attaccaticcia destinata a cementare i granelli di sabbia fra di loro, onde formare le pareti del tubo che serve di nascondiglio. Questo processo di secrezione accompagna regolarmente quello di scavamento; si tratta della stessa secrezione, che in altri Anellidi serve a formare un tubo. Ma perchè la Nereis non scava la sabbia quando le è tolto il capo? Per la semplice ragione che essa si serve degli organi boccali per cominciare a scavare e questi mancano. È dunque la mancanza

d'un organo cefalico periferico che impedisce alla Nereis di scavarsi il buco e non la perdita del cervello. Il cervello in questo caso compie soltanto la funzione d'un ganglio segmentale; funziona cioè come il ganglio di quel segmento cui appartiene l'organo periferico del capo.

5. Esamineremo ora le funzioni cerebrali della Nereis. Dopo che una Nereis si è imbucata nella sabbia, essa vive a lungo nella stessa tana. Se si asporta il ganglio sopraesofageo (*o*, fig. 26), l'animale diventa irrequieto come ha constatato S. S. Maxwell. Esso striscia continuamente sulla sabbia senza fare nessun tentativo per nascondersi.

Questa irrequietezza è caratterizzata anche da un fatto che ritroviamo negli animali superiori in seguito a certe lesioni del cervello; la Nereis, cioè, non evita gli ostacoli ma tenta di attraversarli, continuando per la sua via.

Se delle Nereis normali sono in un acquario quadrangolare, il cui fondo è coperto di sabbia, esse strisceranno in qua e in là, se non vengono disturbate, lungo le pareti. Ciò dipende da stereotropismo. Una Nereis senza ganglio sopraesofageo si comporterà allo stesso modo; se non che, giunta a un angolo, essa non cambierà strada, ma cercherà di passare attraverso il vetro. Se nella vasca si trovano parecchi

animali decapitati, essi prenderanno la posizione mostrata dalla fig. 29. I vermi rimasero così una volta per molte ore e morirono nel vano tentativo di procedere oltre. Mancano quelle reazioni, che, nella Nereis normale, dipendono dall'azione degli stimoli di

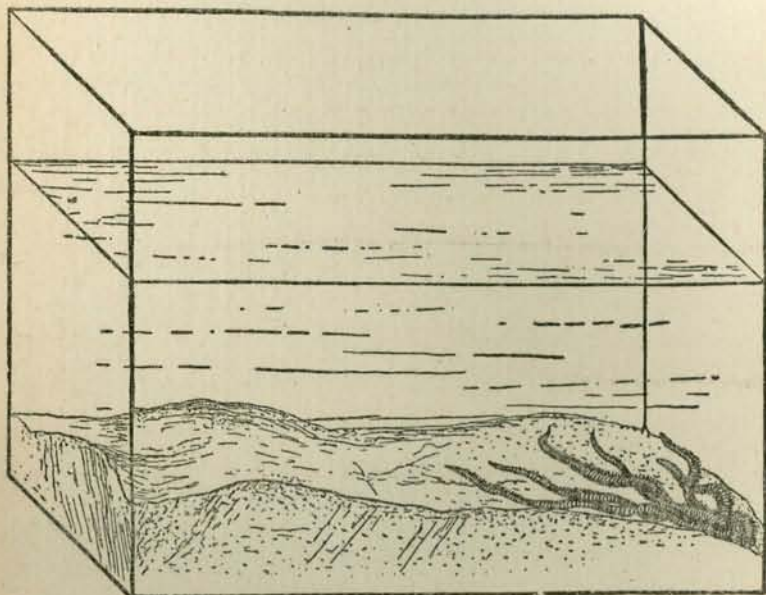



Fig. 29. Gruppo di Nereis decapitate. Esse finiscono col raccogliersi tutte in un angolo dell'acquario e muoiono nella vana impresa di passare attraverso il vetro. (dal Maxwell).

contatto sull'estremo orale. Il lettore che abbia una certa dimestichezza con la fisiologia del cervello, avrà già forse ricordato a questo proposito i cani, cui il Goltz toglieva la metà anteriore degli emisferi cerebrali.

Se in un acquario senza sabbia si mettono dei tubi di vetro lunghi 20 cm. e larghi un poco più del diametro del verme, le Nereis normali vi entrano e vi rimangono. Questa è una conseguenza dello stereotropismo. Se, per esempio vi sono sei tubi in una vasca e si mettono in questa sei Nereis normali, possiamo esser certi, che, poche ore dopo, in ogni tubo vi sarà una Nereis. Spesso avviene che una Nereis si accinga ad entrare in un tubo già occupato. Allora la nuova venuta si ritrae bruscamente non appena tocca la prima occupante. Finchè la nuova arrivata è munita del suo cervello, essa abbandona il tubo come s'è detto; ma se è priva del ganglio sopraesofogeo, la presenza dell' altro verme nel tubo non ha nessun effetto inibitorio; e allora la Nereis senza cervello continua i tentativi per introdursi nel tubo, pure se ciò debba costarle la vita. Che se i due vermi mancano di cervello, essi si fregano l'uno contro l'altro con le loro parti anteriori fino a rovinarsi reciprocamente. Se desideriamo mantenerli in vita, dobbiamo separarli rompendo il tubo. Se paragoniamo il modo di comportarsi d'una Nereis, cui è stato amputato il cervello, con quello d'un verme normale, la differenza ci sembrerà della stessa natura di quella che c'è tra un uomo ragionevole e un pazzo. Ma sarebbe erroneo credere

che la Nereis normale, provvista di cervello, sia ragionevole o intelligente.

L'irritabilità peculiare per cui la Nereis ritira la testa e si allontana a ritroso dal tubo, dipende da organi situati all'estremo anteriore del corpo e i cui nervi di senso vanno al ganglio sopraesofageo. Perciò, se il ganglio sopraesofageo viene asportato, s'interrompe la connessione tra quegli organi e il resto del corpo, e gli stimoli che agiscono sulla parte anteriore non possono più provocare movimenti di regresso nella parte posteriore. Ciò non spiega tuttavia il cambiamento di carattere, l'irrequietezza della Nereis priva di cervello. Si ammette, che se l'attività spontanea, ossia l'irritabilità riflessa, dell'animale aumenta dopo la perdita d'una parte del cervello, questa parte debba rappresentare un meccanismo d'inibizione. Ma con questa affermazione nulla si guadagna. Quello che c'importa di sapere è *come* il ganglio sopraesofageo possa inibire i movimenti e come la sua mancanza possa aumentare la spontaneità.

Allo stato attuale delle nostre conoscenze possiamo solamente arrischiare un'ipotesi. Noi possiamo aumentare e diminuire l'attività locomotoria d'una Medusa cambiando la composizione dell'acqua di mare. Se aumentiamo il numero dei ioni di sodio nell'acqua di

mare, le contrazioni ritmiche del Gonionemus divengono più rapide e l'animale diventa irrequieto. Invece, se si aumenta il numero dei ioni di calcio, esso diventa immobile. È inoltre noto che le diverse parti d'un Gonionemus risentono alquanto diversamente l'influenza dei medesimi ioni; il margine infatti, è più indifferente della porzione centrale quanto agli effetti dei ioni di calcio. Io credo possa esservi una differenza simile fra i segmenti appartenenti al ganglio sopraesofageo e quello corrispondente al ganglio sottoesofageo. Potrebbe darsi, che i ioni (o qualche altra sostanza) del sangue agiscano sul ganglio sopraesofageo, o sui segmenti che gli corrispondono, in maniera da produrre una diminuzione dei movimenti locomotori, mentre gli stessi costituenti del sangue non abbiano un effetto simile sul ganglio sottoesofageo o sul suo segmento. Ma il sangue non è il solo agente da prendersi in considerazione in questo caso. Il ganglio sopraesofageo degli Anellidi è in rapporto col tubo alimentare per mezzo di nervi. I processi che si compiono nell'intestino — cioè i processi chimici di secrezione e di digestione — possono agire sull'intero animale per mezzo dei nervi soltanto finchè il ganglio sopraesofageo è intatto. Se questo vien tolto, cessa l'azione del così detto sistema nervoso simpatico. È possibile che gli stimoli, che passano dal simpatico al si-

stema nervoso centrale, determinino l'alternarsi del riposo e dell'attività caratteristico nell'animale normale e che la mancanza di tale stimolazione faccia cessare la necessità del riposo.

Maxwell ha constatato che una Nereis che abbia perduto il ganglio sottoesofageo diventa tranquilla e non tenta più di scavare la sabbia. Ciò dipende dal fatto, che i nervi motori dei muscoli esofagei hanno origine nel ganglio sottoesofageo, sicchè l'amputazione di questo produce una paresi o una paralisi di detti muscoli. La faringe ha una gran parte nella operazione di scavamento. La stessa paralisi o paresi dei muscoli esofagei fa sì che la Nereis non mangia più dopo la perdita del ganglio sottoesofageo (5).

Voglio qui menzionare peraltro, che l'asportazione del ganglio sottoesofageo non impedisce la presa dell'alimento in *tutti* gli Anellidi. Maxwell trovò che la sanguisuga può ancora succhiare il sangue fino a riempirsene completamente anche dopo la perdita del ganglio sottoesofageo. Però McCaskill scoprì, che nella sanguisuga i nervi motori dell'apparecchio succiante hanno origine nel ganglio sopraesofageo. Il ganglio sottoesofageo nella sanguisuga si comporta come il primo ganglio della catena ganglionare.

Per quel che riguarda l'irrequietezza della Nereis dopo l'asportazione del ganglio sopraesofageo e il ri-

poso dopo l'asportazione di quello sottoesofageo, conviene ben persuadersi, che essi non hanno nulla a che fare con la ferita. Le osservazioni del Maxwell furono fatte su animali le cui ferite erano guarite.

Se produciamo una ferita come quella fatta per amputare il ganglio, lasciando però intatto questo, non si verifica nessuno dei disturbi dianzi descritti. Immediatamente dopo l'operazione il verme scava il suo buco malgrado la ferita.

Differenze simili a quelle, che si notano tra il comportamento delle Nereis normali e quello delle Nereis senza cervello, non si manifestano nei Lombrichi nelle medesime condizioni. Qual'è la causa di tale diversità? Il ganglio sopraesofageo è forse nel Lombrico un ganglio segmentale, mentre nella Nereis esso è un « ganglio regolatore », un cervello, nel senso della fisiologia del sistema nervoso antropomorfica?

Io inclino a credere che si tratti di differenze dello stesso carattere di quelle trovate fra gli Acalefi e le Idromeduse. Dovrebbe dirsi inoltre che negli organi del capo della Nereis vi è un grado di differenziamento maggiore che non in quelli del Lombrico. Abbiamo già veduto nei capitoli precedenti, che le funzioni apparenti del cervello o dei ganglii sono principalmente determinate dagli organi periferici. Nella Nereis il differenziamento dei segmenti del capo è

molto maggiore di quello degli altri segmenti (fig. 30). Nel lombrico, d'altra parte la differenza fra le due regioni è molto meno sensibile (fig. 27). Nei Vertebrati il capo contiene speciali organi di senso e organi boccali, che mancano agli altri segmenti. Questo fatto non dovrebb'essere trascurato quando si giudicano i rapporti dei ganglii cerebrali con gli altri ganglii segmentali del corpo. Non di rado i fisiologi hanno attribuito a un ganglio ciò che in realtà era dovuto a un più alto grado di differenziamento degli organi periferici del segmento.

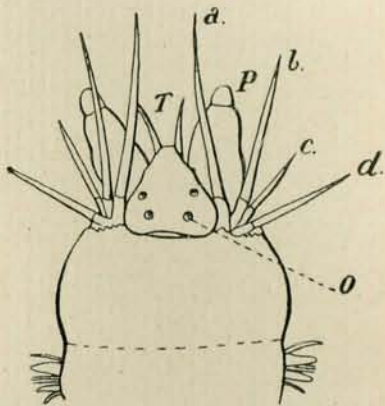



Fig. 30. Capo di Nereis (dal Quatrefages).

Voglio ora toccar brevemente del comportamento dei muscoli dopo l'estirpazione del ganglio, perchè questi fenomeni richiameranno spesso la nostra attenzione.

In caso di perdita o di mancanza congenita d'un pezzo del midollo spinale, i muscoli dello scheletro del segmento corrispondente si atrofizzano. Nulla di simile si verifica nelle Sanguisughe o nei Lombrichi cui s'è tolto un pezzo della catena nervosa ventrale. Io credo che la differenza si spieghi così: nei Vermi,

impulsi diretti passano dai muscoli vicini a quelli privi del proprio ganglio, laddove nei Vertebrati, non appena il midollo spinale è distrutto, è distrutta anche per tal modo la connessione protoplasmatica tra i muscoli dello scheletro e il resto del corpo, e gli stimoli non possono più essere trasmessi. Tuttavia, nei muscoli dei vasi sanguiferi dei Vertebrati, è possibile la trasmissione dello stimolo da elemento a elemento. Per tal motivo le loro relazioni rimangono intatte anche negli animali superiori dopo la distruzione dei segmenti corrispondenti del midollo spinale. Nella Nereis, dopo la interruzione della catena gangliónare, può osservarsi un fenomeno che ricorda il fenomeno del Brondgeest. La parte posteriore del corpo diviene più schiacciata, mentre la parte unita al cervello conserva la sua forma cilindrica. Ciò indica un rilasciamento dei muscoli circolari nella parte del corpo situata dietro al punto d'interruzione della catena ganglionare.

I risultati della nostra analisi fisiologica delle funzioni del sistema nervoso centrale degli Anellidi sono in perfetta armonia con le osservazioni del professor C. O. Whitman sulla morfologia del sistema nervoso centrale di questi animali; osservazioni, che lo conducono alla conchiusione che il cervello degli Anellidi

non è superiore in grado agli altri ganglii segmentali (7).

BIBLIOGRAFIA.

1. LANG, A. *Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie und Histologie des Nervensystems der Plathelminthen.* In *Mittheil. aus der Zoolog. Station zu Neapel.* Bd. I.

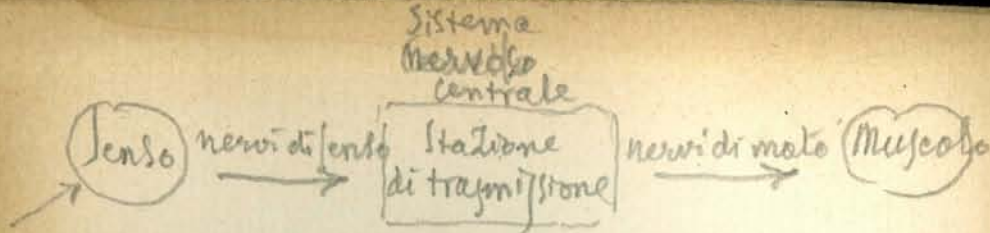
2. LOEB, J. *Beiträge zur Gehirnphysiologie der Würmer.* In *Pflüger's Archiv*, Bd. 56, 1894; e *Ueber künstliche Umwandlung positiv heliotropischer Thiere in negativ heliotropische und umgekehrt,* ivi, Bd. 54, 1893.

3. GRABER, *Grundlinien zur Erforschung des Helligkeits-und Farbensinns der Thiere,* Prag und Leipzig, 1884. Verlag von Tempsky & Freitag.

4. FRIEDLAENDER, BENEDICT. *Ueber das Kriechen der Regenwürmer.* In *Biologisches Centrablatt,* Bd. 8; e *Zur Beurtheilung und Erforschung der thierischen Bewegungen.* In *Biolog. Centralblatt,* Bd. 11; e *Beiträge zur Physiologie des Centralnervensystems und des Bewegungsmechanismus der Regenwürmer.* In *Pflüger's Archiv,* Bd. 58.

5. MAXWELL, S. S. *Beiträge zur Gehirnphysiologie der Anneliden.* In *Pflüger's Archiv,* Bd. 67, 1897.

6. VAN DUYNE, JOHN. *Ueber Heteromorphose bei Planarien.* In *Pflüger's Archiv,* Bd. 64, 1896.

7. WHITMAN, C. O. *The Metamerism of Clepsine.* In *Festschrift für Leuckart,* Leipzig, 1892.

CAPITOLO VII.

ESPERIMENTI SUGLI ARTROPODI.

1. Gli esperimenti fatti sui più bassi fra gli animali ci hanno appreso che le reazioni particolari a quegli esseri sono determinate in primo luogo dalle diverse forme d'irritabilità degli elementi che formano i loro tessuti, e secondariamente dalla disposizione delle fibre muscolari. Il sistema nervoso centrale non regola la reazione agli stimoli; esso serve soltanto come un mezzo di trasmissione dal punto stimolato al muscolo; attraverso questo conduttore possono passare stimoli più deboli e più rapidamente di quel che sarebbe possibile se i muscoli fossero stimolati direttamente.

Negli Anellidi ogni ganglio rappresenta una stazione di trasmissione tra i nervi di senso e i nervi di moto del segmento corrispondente. Se il capo esercita una influenza preponderante sul comportamento dell'animale, rispetto agli altri segmenti, come vediamo essere nella Nereis, per esempio, io credo che ciò dipenda dall'esservi all'estremo orale del corpo più varie specie d'irritabilità e più numerosi organi

periferici differenziati (organi di senso, bocca, ecc.) che non in qualunque altro segmento. Il fatto, che, in questo caso, il sistema nervoso simpatico si origina dal ganglio sopraesofageo, contribuisce anche ad accrescere il predominio dei segmenti cefalici. Non è dunque la presenza del ganglio sopraesofageo che determina il numero più grande di reazioni e la loro maggiore complessità nei segmenti anteriori di taluni Anellidi, ma sibbene la presenza di più numerose forme d'irritabilità e di più numerosi organi specifici. A ciò si aggiunga la possibilità di differenze chimiche tra i vari segmenti d'un animale.

Vedremo ora che questo modo di concepire la funzione del sistema nervoso centrale può valere anche per gli Artropodi. Cominceremo l'analisi delle funzioni cerebrali di queste forme col *Limulus polyphemus* (fig. 31).

Gli zoologi sostengono che il Limulus è una forma molto antica. Se la tenacia della vita è favorevole alla conservazione delle specie come a quella degl'individui, l'opinione citata è ben fondata; perchè è difficile immaginare un essere più resistente di questo. Accogliendo un mio suggerimento, la signorina Ida Hyde imprese alcuni esperimenti sulle funzioni delle singole parti del sistema nervoso centrale del *Limulus polyphemus,* con speciale riguardo ai centri re-

spiratorii (1). Su questi il Faivre aveva affermato cose che non sembravano in armonia con l'apparente di-

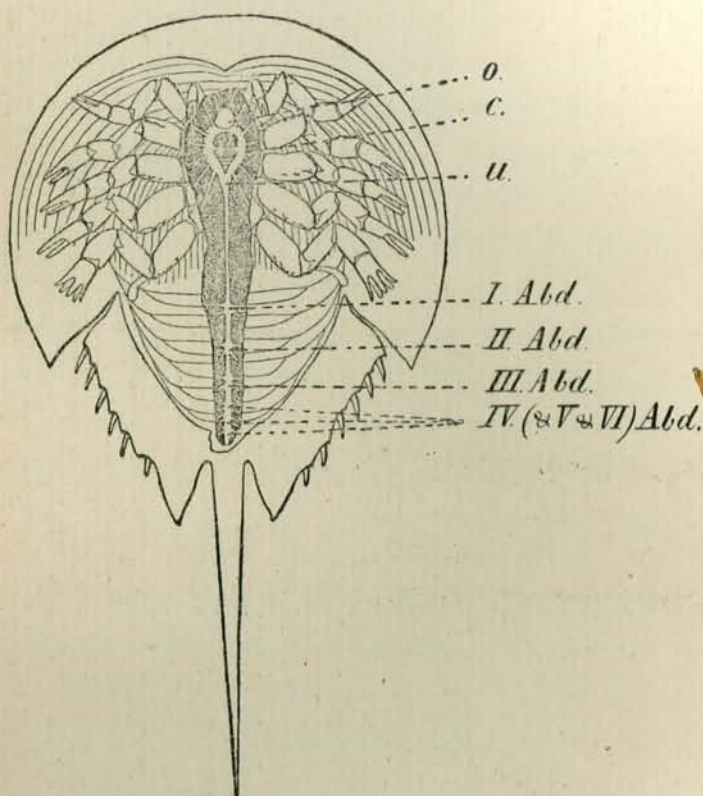



Fig. 31. LIMULUS POLYPHEMUS COL SISTEMA NERVOSO CENTRALE MESSO IN EVIDENZA.

o, ganglio sopraesofageo; *c*, commessura; *u*, ganglio subesofageo; I-IV (V e VI *abd.*) gangli addominali dei segmenti respiratorii.

sposizione segmentale del sistema nervoso centrale. Egli asserisce che il ganglio subesofageo, che è si-

tuato nel capo, abbia un'azione coordinatrice sui movimenti respiratorii; sebbene in simili animali gli organi della respirazione (branchie) si trovino nell'addome epperò i nervi respiratorii debbano avere origine nella catena ganglionare addominale. L'idea d'un ganglio coordinatore situato nel capo è dovuta evidentemente alle disposizioni che noi sappiamo esistere nei Vertebrati. Nei Vertebrati il diaframma, il principal muscolo della respirazione, è molto lontano dal suo segmento nervoso; ma questa posizione è dovuta soltanto a uno spostamento che avviene durante lo sviluppo embrionale. L'abbozzo del diaframma si forma infatti in vicinanza del capo. Ma spostamenti così considerevoli non si verificano nello sviluppo degli Artropodi.

Il Faivre sembra essere stato completamente sotto l'influenza delle idee comunemente accettate nella fisiologia dei Vertebrati, specie di quelle del Flourens; ciò lo condusse a false osservazioni sulla fisiologia degl'Invertebrati.

Il sistema nervoso centrale del Limulus consta delle parti seguenti (fig. 31): un ganglio sopraesofageo *o*, chiamato comunemente cervello, un anello esofageo (*c*, fig. 31) che cinge l'esofago e contiene fibre e gangli, un ganglio sottoesofageo *u*, e la catena ventrale con sei gangli addominali. Queste parti mandano

una serie di nervi periferici. Nel Limulus la situazione dei centri nervosi è proprio schematica: ogni organo periferico ha il suo centro nervoso in quella parte del sistema nervoso che appartiene al suo segmento. Ciò risulta forse anche più chiaramente da questo esperimento fatto dalla signorina Hyde: a un Limulus fu asportato tutto il sistema nervoso centrale ad eccezione d'un pezzetto dell'anello esofageo (*c* fig. 31) e dei ganglii addominali (I-VI *Abd*, fig. 31). Fra i due pezzi rimasti non eravi alcuna connessione. Il pezzo dell'anello esofageo si trovava a livello delle tre appendici boccali adoperate per la presa dell'alimento. Queste tre appendici conservarono la loro funzione e si muovevano regolarmente quando si metteva della carne a loro contatto. Le altre appendici erano completamente paralizzate ad eccezion delle branchie sulla faccia ventrale dell'addome. L'animale era ridotto a una macchina capace solo di mangiare e di respirare. Alimentato artificialmente, esso fu mantenuto in vita.

Il Patten ha inoltre dimostrato, che ciascuna appendice boccale continua a prendere l'alimento in modo normale e a portarlo alla bocca, purchè il pezzo dell'anello esofageo da cui si originano i suoi nervi sia conservato. Queste appendici discernono la natura chimica e tattile dell'alimento, che vien loro presen-

tato, proprio come fanno i tentacoli delle Attinie — essi non accettano le sostanze che non rispondono a certi requisiti chimici e meccanici.

Per quanto concerne il modo d'interpretare questi fenomeni e i relativi meccanismi, non vi è differenza alcuna tra il comportamento dei tentacoli delle Attinie e quello delle appendici boccali dei Limuli, eccezion fatta da quella derivante dalla disposizione dello scheletro.

Se si asporta una metà (per esempio, la metà destra) del ganglio sopraesofageo del Limulus (*o*, fig. 31), l'animale per solito non cammina più in linea retta in avanti, ma si muove secondo un cerchio a curvatura maggiore o minore verso il lato sano (sinistro). Questo è un esempio dei ben noti movimenti di maneggio. Torneremo in un altro capitolo sulla meccanica di tali movimenti.

Se si asporta l' intero ganglio sopraesofageo, l'animale può prendere l' alimento posto sugli organi boccali, ma perde la facoltà di muoversi spontaneamente per camminare; esso conserverà perfino una posizione anormale in cui venga messo. Le operazioni furono eseguite durante la stagione calda. I maschi, cui era stato tolto il ganglio sopraesofageo, non riconoscevano più le femmine. Ma le gambe fa-

cevano tentativi per rimuovere un oggetto irritante dalla superficie del corpo. Le rane decapitate si comportano allo stesso modo.

Nei casi surriferiti i Limuli avevano sopportato bene l'operazione e le loro ferite erano completamente rimarginate. Se si recide da un lato la commessura esofagea (*c*, fig. 31), si manifestano movimenti di maneggio nella direzione del lato leso, i quali però durano soltanto finchè la ferita non è guarita. Anche i movimenti di maneggio, che seguono l'asportazione d'una metà del cervello, spariscono dopo un certo tempo. Se si asportano dei ganglii dall'anello esofageo, le appendici corrispondenti ai ganglii asportati sono permanentemente paralizzate.

2. Dopo l'asportazione del ganglio sottoesofageo (*u* fig. 31), l'animale rimane estremamente tranquillo, standosene spesso per intere giornate al medesimo posto. Ma la respirazione continua normalmente, ciò che dimostra essere erronea l' asserzione del Faivre. A prescindere dalla sua immobilità e dalla paralisi degli estensori dell'articolazione fra torace e addome, dovuta alla lesione dei nervi, l'animale sembra perfettamente normale.

I quattro o sei ganglii addominali (fig. 31) innervano le cinque branchie che si trovano sull'addome.

Se si asporta tutto il sistema nervoso centrale, ad eccezione di quei ganglii, i movimenti respiratorii ritmici continuano inalterati.

Immediatamente dopo l'operazione, che cagiona un'abbondante perdita di sangue, la respirazione può interrompersi per un'ora e anche più. Se, durante questo periodo di tempo, si toccano le lamine branchiali, questo stimolo determina una serie di movimenti respiratorii ritmici, i quali però subito si arrestano. Dopo un certo tempo le branchie ripigliano spontaneamente la loro attività respiratoria, che si arresta soltanto ogni tanto per qualche crampo. Queste interruzioni dei movimenti respiratorii s' incontrano talora anche nei Limulus normali, nei quali, se essi rimangono cheti, i movimenti respiratorii possono arrestarsi per un'ora e più. Non entreremo qui nei particolari di questo fenomeno.

I ganglii addominali sono dunque centri dei movimenti automatici delle lamine branchiali dell'addome. Tutte le branchie si muovono sincronamente. È probabile che l'inspirazione cominci dalla prima branchia e si propaghi successivamente alle seguenti, ma così rapidamente da rendere il movimento apparentemente simultaneo.

Seguendo le opinioni dominanti dovremmo pertanto ritenere che, o soltanto uno dei ganglii addominali,

il primo, per esempio, dei quattro, sia automaticamente attivo e che gli altri sieno stimolati da quello, oppure che, se ciascuno dei quattro ganglii è ritmicamente attivo, esista in qualche parte nei quattro ganglii un centro comune di coordinazione. Se recidiamo il cordone nervoso ventrale fra due ganglii, per esempio fra il secondo e il terzo, vedremo che, malgrado questa interruzione, tutte le branchie continuano a respirare. Ciascun ganglio può essere completamente isolato — tagliando, cioè, la commessura innanzi e dietro ad esso — e la branchia corrispondente continuerà e eseguire i suoi movimenti respiratorii. Ciò dimostra che *ogni ganglio* è sede di un'attività automatica periodica.

Ma com'è che tutte le branchie si muovono simultaneamente finchè i loro ganglii rimangono uniti? Il numero dei movimenti respiratorii è lo stesso, anche quando i ganglii addominali sono isolati. Ciò dipende probabilmente dall'essere il numero delle vibrazioni determinato dalla temperatura e dalla natura chimica del sangue. La quantità dell'anidride carbonica e di certe altre sostanze, specialmente di quelle che si formano nei muscoli (Zuntz e Geppert), regola il numero delle respirazioni. La fase del movimento, d'altro canto, non è la stessa nei varii segmenti in cui i ganglii sono isolati. Le branchie situate anterior-

mente al taglio possono essere nella fase d'inspirazione, mentre quelle posteriori al taglio espirano. Questi fenomeni mi condussero a credere che nell'animale normale la coordinazione sia regolata al modo istesso che nell'attività del cuore e nei movimenti delle Meduse. Il ganglio che agisce prima, cioè quello che agisce più rapidamente, stimola gli altri, che con esso sono in connessione nervosa e determina così la corrispondenza di fase. Questa supposizione è avvalorata dal fatto, che, comunque i ganglii sieno separati l'uno dall'altro, quelli che rimangono uniti fra di loro mediante nervi mantengono sempre le branchie corrispondenti nella medesima fase di attività.

Se in qualche ganglio vi fosse un centro di coordinazione, un gruppo di ganglii separato da questo centro non potrebbe avere un'attività coordinata; ma una tale incoordinazione non si verifica mai.

3. Negli animali superiori, le condizioni che regolano la respirazione poco differiscono da quelle del Limulus. Nella regione toracica del midollo spinale vi è una serie di ganglii segmentali, che mandano nervi ai muscoli respiratorii toracici dei segmenti corrispondenti.

Questi ganglii si estendono nella porzione cervicale del midollo spinale; e il terzo quarto e quinto paio

di nervi spinali dànno origine alle fibre del nervo frenico che innerva il diaframma. Il diaframma appartiene infatti ai segmenti corrispondenti della regione cervicale e ha raggiunto la sua posizione definitiva in seguito a uno spostamento avvenuto durante lo sviluppo embrionale.

Si dovrebbe aspettarsi a trovare nei trattati di fisiologia la seguente spiegazione dei fenomeni respiratorii. Le trasformazioni chimiche, che continuamente avvengono nel corpo, o in questi ganglii segmentali, sotto l'azione del calore (la temperatura del corpo), producono un'attività periodica in quei ganglii e per conseguenza nei muscoli respiratorii. La connessione segmentale esistente fra i ganglii e i muscoli avrebbe per conseguenza la coordinazione, come avviene nel Limulus. Ma nella maggior parte dei trattati troviamo invece affermazioni di questo genere: L'attività automatica dei muscoli respiratorii è prodotta molto più in alto, in un certo punto del midollo allungato in vicinanza dell'ingresso del vago, detto dal Flourens il nodo vitale. Questo punto è ritenuto essere il centro respiratorio.

Due fatti giustificano questo modo di vedere: primo, la distruzione del nodo vitale cagiona l'arresto della respirazione; e secondo, tagliando il midollo spinale tra il nodo vitale e l'origine del nervo frenico,

si produce anche l'arresto della respirazione. Questi fatti però non autorizzano la conchiusione tratta dal Le Gallois, dal Flourens e, con questi, dalla maggioranza dei moderni fisiologi che cioè, l'attività automatica della respirazione risieda, non nei ganglii segmentali, ma più su, nel nodo vitale. Potremmo con pari diritto ritenere, che nel Limulus l'attività respiratoria ritmica sia prodotta più in avanti, per esempio nel ganglio sottoesofageo; perchè, anche in questo animale, la respirazione si arresta per un certo tempo subito dopo l'asportazione del ganglio sottoesofageo. Ma abbiamo veduto che in questo caso l'arresto è soltanto temporaneo e dovuto allo *choc*, dappoichè la respirazione può continuare anche se si è asportato tutto il sistema nervoso centrale ad eccezione dei ganglii addominali. E nemmeno nei Vertebrati l'arresto della respirazione è permanente dopo l'asportazione del nodo vitale, o il taglio del midollo spinale tra quello e la terza vertebra cervicale. Langendorff ha fatto l'importante scoperta che i Vertebrati decapitati, che hanno perduto il nodo vitale, possono ancora eseguire movimenti respiratorii indipendenti (2). Era necessario fare simili esperimenti su Vertebrati giovani o neonati, perchè in essi l'effetto dello *choc* non dura così a lungo. Se si riesce a mantenere in vita gli animali con la respirazione artifi-

ciale, finchè sia passato l'effetto dello *choc* dovuto all'operazione, la respirazione spontanea ripiglia.

Io credo che anche un vertebrato adulto, privo del nodo vitale, ricomincerebbe a eseguire i movimenti respiratorii, se lo si potesse mantenere in vita per un certo tempo dopo l'operazione.

Ma perchè dunque la respirazione si arresta tem poraneamente dopo che i ganglii respiratori segmentali sono stati separati dalle parti superiori del sistema nervoso centrale? Rispondere a questa dimanda equivarrebbe in parte a dare una spiegazione dei misteriosi effetti dello *choc*. Può supporsi che qualche cosa debba essere costantemente fornita da certi elementi nervosi del ganglio sottoesofageo del Limulus, o del midollo allungato, nel caso dei vertebrati, ai ganglii respiratorii segmentali, qualche cosa, che permetta a questi di manifestare la propria attività automatica. Distruggendo il nodo vitale, noi forse distruggiamo la via lungo la quale questi impulsi continui vengono trasmessi ai ganglii respiratorii segmentali del midollo spinale. Ma di dove vengono questi impulsi e di qual natura sono essi?

Nell'osservare i movimenti respiratorii d'un Limulus, ebbi l'impressione che l'opercolo si muova sempre pel primo e che seguano poi successivamente i movimenti respiratorii dei segmenti posteriori. Nei

vertebrati più bassi, come nella Rana, ad esempio, vi è una respirazione boccale, i cui ganglii segmentali sono situati nel midollo allungato. Così pure i ganglii segmentali per l'attività respiratoria delle branchie dei Pesci sono nel midollo allungato. Non potrebbero forse i ganglii segmentali della respirazione branchiale continuare la loro funzione nei Mammiferi, sebbene le branchie e la respirazione boccale sieno scomparse? Se così fosse, potremmo capire che i ganglii della respirazione branchiale, situati nel midollo allungato, siano i primi a entrare in funzione. La loro attività rappresenterebbe lo stimolo necessario per l'attività del prossimo ganglio segmentale inferiore e così di seguito.

Se tagliamo il midollo spinale tra il midollo allungato e il nervo frenico, la respirazione deve arrestarsi. Ma se potessimo mantenere in vita un animale per un tempo abbastanzanza lungo, i ganglii segmentali inferiori si modificherebbero in modo da poter respirare di nuovo automaticamente.

Che l'effetto di *choc*, che segue l'operazione, non si possa attribuire a un esaurimento dei ganglii frenici, risulta evidente dall'esperimento seguente: W. T. Porter praticò delle emisezioni del midollo spinale tra il midollo allungato e l'origine dei nervi frenici (3). Se si taglia una metà del midollo allungato, p. es.

la metà sinistra, la metà sinistra del diaframma non partecipa più ai movimenti respiratori, mentre i movimenti continuano dal lato destro. Ma se ora si taglia il nervo frenico destro, la metà sinistra del diaframma ripiglia il suo movimento ritmico, mentre la metà destra si arresta. Riesce per ora naturalmente proprio impossibile di spiegare perchè il taglio del nervo frenico destro provochi il ricominciar dell'attività della metà sinistra del diaframma, così come ci è impossibile di capire perchè una Rana, che abbia perduto la spontaneità dei movimenti in seguito a una operazione sul talamo ottico, la riacquisti se si asportano anche i lobi ottici e la parte commessurale del midollo allungato.

Nel Limulus, da ciascun ganglio della catena ventrale partono un nervo anteriore e uno posteriore. Era interessante stabilire se questi due nervi fossero funzionalmente diversi, come quelli delle radici anteriori e delle posteriori del midollo spinale dei Vertebrati. È stato affermato che gli Artropodi possano rassomigliarsi a Vertebrati che camminino sul dorso. Il Faivre ha asserito non soltanto esservi negli Artropodi una separazione delle radici di moto da quelle di senso, come vuole le legge del Bell, ma anche che negli Artropodi, contrariamente a quel che si verifica nei Vertebrati, la parte ventrale dei ganglii è

sensoria, la dorsale motoria. Ebbene, ciò non è vero per le radici nervose che partono dai ganglii del Limulus. Se si taglia il nervo posteriore (dorsale) e se ne stimola il moncone periferico, si provocano movimenti inspiratorii della metà delle branchie fornite da quel nervo. Tutte le altre branchie non manifestano reazione alcuna. Il nervo contiene dunque fibre di moto. Se si stimola il moncone centrale, tutto l'animale viene fortemente eccitato. Ciò dimostra che il nervo posteriore (dorsale) contiene anche fibre di senso. Se tagliamo invece il nervo anteriore (ventrale), la stimolazione del moncone periferico non produce nessun effetto, ma quella del moncone centrale eccita tutto l'animale. Il nervo anteriore (ventrale) è dunque esclusivamente sensorio. Il Limulus si presta meglio degli Artropodi più piccoli a risolvere questa questione. Ma negli altri Artropodi le condizioni sono probabilmente le stesse, attesocchè Vulpian (4) e recentemente il Bethe (5) rigettano energicamente l'idea che, nei rapporti dorso-ventrali, la catena ganglionare degli Artropodi sia l'inverso del midollo spinale dei Vertebrati.

4. Rivolgeremo ora la nostra attenzione al gambero, che è l'altro rappresentante degli Artropodi, la cui fisiologia cerebrale è stata studiata accuratamente. La fig. 32 rappresenta un diagramma del sistema

nervoso centrale del gambero marino, che è quasi identico a quello del gambero comune. *o* è il ganglio sopraesofageo con i nervi per gli occhi e per le antenne. Da questo ganglio parte ancora il sistema nervoso simpatico, che innerva l'intestino. Le due commessure esofagee, *c*, si dirigono indietro e vanno al ganglio sottoesofageo, *u*. Questo è apparentemente un sol ganglio, ma esso dà nervi a sei paia di organi segmentali, cioè, alle appendici boccali. L'esame microscopico dimostra che nel ganglio sottoesofageo sono in realtà fusi sei ganglii distinti. Spesso s'incontrano simili fusioni di ganglii, le quali rendono meno evidente la disposizione segmentale. A questo fatto si deve se nella fisiologia cerebrale dei Vertebrati sia stata completamente trascurata la disposizione segmentale del sistema nervoso centrale.

Dietro il ganglio sottoesofageo seguono i cinque ganglii toracici (I-V T, fig. 32) appartenenti ai segmenti che corrispondono alla grossa chela e alle altre quattro appendici locomotorie. Fan poi seguito i cinque ganglii addominali (I-V *Abd.* fig. 32) che innervano le palette addominali e la coda, che rappresenta un organo di nuoto.

I migliori esperimenti sul sistema nervoso centrale di questi animali sono senza dubbio quelli del Bethe; epperò seguiremo in massima la sua esposizione. Molti

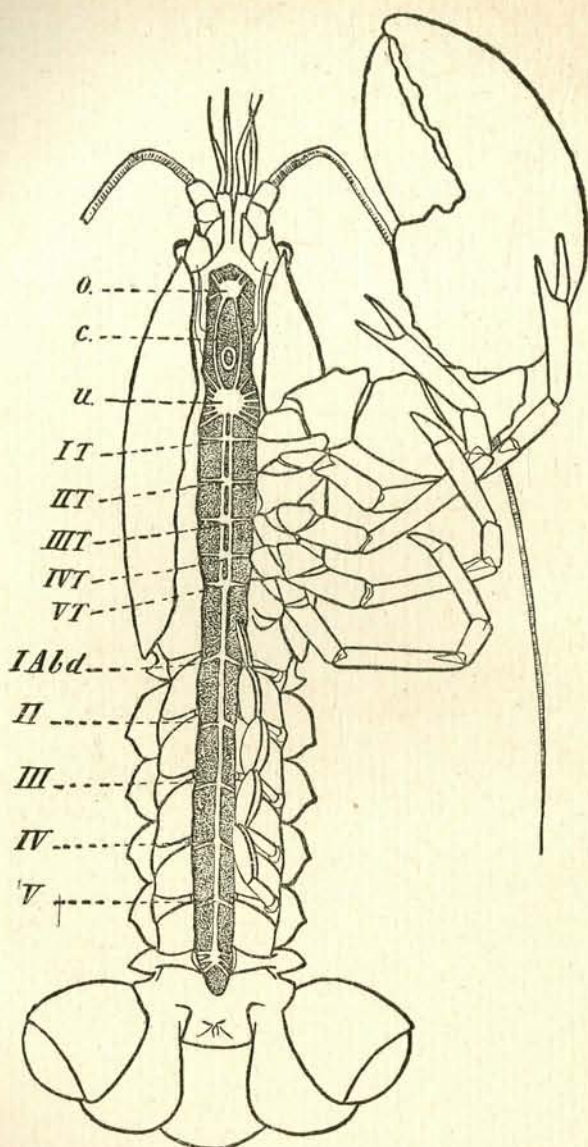



Fig. 32. GAMBERO MARINO COL SISTEMA NERVOSO CENTRALE MESSO IN EVIDENZA.

o, ganglio sopraesofageo (cervello): *c* commessura; *u* ganglio sottoesofageo; I-V *T*, i cinque gangli toracici; I-V *Abd*, i primi cinque gangli addominali.

dei fatti descritti dal Bethe sugli animali adoperati nei suoi esperimenti mi sono ben noti per osservazioni personali e sono convinto che la descrizione data del Bethe è esattissima.

Se a un Gambero si tagliano le due commessure (*c*, fig. 32), che uniscono il ganglio sopraesofageo *o* col resto del sistema nervoso, le azioni dell'animale non saranno più sotto il controllo del cervello *o*. Esso non si muoverà più spontaneamente. Se lo si stimola, esso comincerà a muoversi, ma, dopo fatti circa venti centimetri, si arresta.

Questa mancanza di locomozione spontanea corrisponde alla descrizione data dal Flourens di un vertebrato cui sono stati tolti gli emisferi cerebrali. Peraltro l'interpetrazione del Flourens era erronea, perchè un cane operato a quel modo manifesta un aumento di spontaneità nei movimenti locomotori.

Gli Anellidi e gli Artropodi sono molto simili per quel che riguarda il sistema nervoso. Tuttavia la Nereis manifesta un eccesso nei movimenti di locomozione quando le si è tolto il ganglio sopraesofageo, mentre il gambero non si muove più spontaneamente. Io credo che questa diversità dipenda soltanto da circostanze secondarie.

Il Ward trovò — e il Bethe ebbe a confermare la osservazione — che nel Gambero senza cervello le

gambe si muovono continuamente, sia spazzolandosi reciprocamente, sia eseguendo movimenti pendolari; ma non fanno movimenti di ambulazione. Io credo che ciò possa dipendere da un effetto secondario della estirpazione del ganglio sopraesofageo. Le gambe del Gambero operato hanno una posizione anormale, esse sono più fortemente piegate nelle articolazioni più prossime al corpo che non nelle condizioni normali. La tensione dei muscoli estensori è forse molto diminuita in seguito all'operazione.

Simili alterazioni meccaniche potrebbero ben riescire di ostacolo alla locomozione, laddove i semplici movimenti pendolari delle gambe, i quali richiedono pochissimo sforzo, possono compiersi ancora. È interessante il fatto, che dopo l'asportazione del cervello del Gambero, la flessione domini in certe articolazioni, perchè lo stesso fenomeno ci si presenta nei Cani, che hanno perduto la parte anteriore degli emisferi cerebrali, e nella paralisi del braccio d'un uomo colpito da apoplessia.

Dall'esistenza di detti movimenti pendolari continui delle gambe, il Bethe conchiude che il cervello del gambero è un organo inibitore. A questo proposito si possono ripetere le considerazioni già fatte sugli Anellidi (v. a p. 113).

L'indebolimento dei muscoli del Gambero, il cui

cervello è stato asportato, si manifesta anche nel fatto che la chela non stringe più con tanta forza come negli animali normali.

Dopo quello che s'è detto intorno al carattere segmentale del sistema nervoso centrale, e dal momento che i ganglii segmentali degli organi masticatori si trovano nel ganglio sottoesofageo, dovremmo aspettarci a che l'asportazione del ganglio sopraesofageo non rechi alcun disturbo ai normali movimenti masticatorii. Io riferisco qui appresso testualmente la descrizione del Bethe: « L'animale privo di ganglio sopraesofageo è capace di mangiare e di scegliere il cibo. È vero che le chele del paio di gambe anteriori afferrano pietruzze, pezzetti di legno, ma quando questi corpi vengono avvicinati alla bocca essi sono gittati via; mentre un pezzo di carne vien sempre introdotto nella bocca e masticato. La deglutizione è difficile, come nel caso del Carcinus. Il pezzo rimane spesso a lungo tra i piedi mascellari senza essere inghiottito e finisce per cadere a terra. Pezzi di carta imbevuti di succo di carne sono trattati in egual maniera. Le pietre ricoperte di succo di carne vengono anche portate alla bocca ma non avviene nessun tentativo di masticazione. Esse son lasciate cadere non appena vengono a contatto con i piedi mascellari ».

Noi vediamo dunque che la natura dello stimolo determina il risultato, come nel caso delle Attinie. Il cervello del Gambero non ha nulla da fare con queste reazioni. Il sistema nervoso centrale deve considerarsi in questo caso come un organo devoluto alla trasmissione degli stimoli; funzione questa, che può essere adempita dal protoplasma d'una pianta e da quello del tessuto muscolare altrettanto bene come dal protoplasma nervoso. Nel Gambero, la disposizione segmentale originaria degli elementi nervosi è così ben conservata, che l'asportazione del cervello non interrompe le connessioni stabilite dal protoplasma nervoso tra la superficie della bocca e i muscoli delle appendici toraciche. Se questi animali senza cervello vengono rovesciati sul dorso, essi ripigliano la posizione normale.

Le osservazioni fatte dal Bethe sul gambero, cui egli aveva recise le commessure esofagee da un sol lato, sono anche interessanti. Il taglio fu fatto sul lato destro. Se egli toccava il lato sinistro del capo dell'animale operato, la chela del lato stimolato si portava per la prima verso il punto stimolato e poi accuratamente seguiva quella del lato opposto. Contemporaneamente l'animale cercava di scappare a ritroso. Se il medesimo stimolo veniva applicato al lato destro

del capo, le chele non si muovevano. Anche un forte stimolo rimaneva senza effetto.

Da ciò si vede, che lo stimolo atto a provocare il riflesso localizzato può essere trasmesso alle appendici soltanto attraverso la commessura longitudinale del medesimo lato. Questo fatto sembra essere vero per gli Artropodi in generale, dappoichè il Bethe potè dimostrarne la esistenza nel Carcinus, nella Squilla e nell'Idrofilo. Esso sembra essere vero non soltanto per la trasmissione lungo le commessure esofagee, ma per tutte le commessure longitudinali. Dopo il taglio d'una commessura esofagea, spesso, ma non sempre, si manifestano movimenti di maneggio verso il lato normale. L'animale può anche muoversi in linea retta all'innanzi, ma con un certo sforzo.

Se si taglia la commessura esofagea destra, si abbassa il tòno dei muscoli del lato destro (quello operato) dell'addome, e per conseguenza l'addome s'incurva verso sinistra e diviene concavo da questo lato.

Se si fa un taglio del cervello lungo la linea mediana — cioè se si separano le due metà del ganglio — vengono abolite le reazioni geotropiche dei peduncoli ottici. Ciò che è ancora più notevole, gli animali non cercano più di rimanere nei luoghi oscuri come i gamberi normali.

Se si tagliano le commessure longitudinali tra i gangli boccali (ganglio sottoesofageo) e il ganglio delle chele, tutti i movimenti ambulatorii divengono impossibili, sebbene le gambe non sieno paralizzate. Questo fatto è strano, perchè il ganglio sottoesofageo contiene gli elementi segmentali delle appendici boccali ma non qnelli delle appendici ambulatorie. In altri crostacei, l' asportazione del ganglio sottoesofageo non ha questo effetto paralizzante sui movimenti locomotori. Impossibile dire per ora quale sia la causa di questo comportamento particolare del gambero. Io non credo che si debba ritenere questa per una eccezione alle leggi della disposizione segmentale degli elementi nervosi (centri) delle appendici. Infatti le gambe non sono paralizzate, ma sono continuamente occupate a spazzolare l'addome, i piedi spurii, o a spazzolarsi reciprocamante.

Anzi « se si offre a una delle chele d'un'appendice locomotoria un pezzo di carne o di carta, le altre gambe si avvicinano subito, afferrano la carne e la portano alla bocca », sebbene tutte le connessioni nervose tra i nervi degli organi boccali e le gambe sieno interrotte. È vero che le appendici intorno alla bocca spesso rifiutano di accettare e di portare innanzi i pezzi di carne che vengono loro presentati dalle gambe.

L'isolamento ulteriore dei ganglii situati dietro al ganglio sottoesofageo produce i medesimi effetti osservati sul Limulus. Finchè il ganglio d'un segmento rimane in rapporto con gli organi corrispondenti, le funzioni di quel segmento rimangono inalterate. Bethe ha trovato alcune eccezioni a questa regola, ma è probabile che esse sieno dovute allo *choc* dell'operazione (1).

Riferiamo ora più brevemente gli esperimenti del Bethe su altri Artropodi.

5. La Squilla non nuota più spontaneamente se il ganglio sopraesofageo è stato isolato (cioè se si taglia la commessura tra il ganglio sopraesofageo e il ganglio boccale). I movimenti locomotori spontanei sembrano per solito aboliti. Tuttavia, se stimolato, l'animale si muove normalmente. Il meccanismo nervoso dei riflessi locomotori è localizzato nei tre ganglii delle appendici ambulatorie; queste appendici, cioè, si muovono normalmente anche se è interrotta la connessione loro con i ganglii anteriori.

Nelle Cavallette migratrici *(Pachytylus cinerascens)* l'isolamento del ganglio sopraesofageo ha come conseguenza l'abolizione dei movimenti ambulatorii spontanei. Questi animali, dopo l'operazione, si puliscono le antenne con le gambe anteriori come quelli normali. Secondo il Bethe questi riflessi localizzati delle gam-

be sono determinati dallo stimolo dell'operazione. Le posizioni anormali delle gambe, in seguito all'operazione, si verificano nelle Cavallette come nel Gambero e nella Squilla.

Se si tolgono i ganglii sopra e sottoesofagei decapitando gli animali, questi possono ancora eseguire alcuni movimenti ambulatorii specialmente quelli saltatorii, se vengono stimolati. Ciò è d'accordo con l'assunto della conservazione della disposizione puramente segmentale delle connessioni nervose. Gli esperimenti di Yersin sui Grilli sono molto significativi a tal proposito. Li riferisco dal lavoro del Bethe. Ai Grilli erano state asportate le due commessure longitudinali tra il ganglio sottoesofageo e il primo ganglio toracico. Yersin tenne in vita questi animali per intere settimane. « Quando i Grilli operati erano messi sul dorso, essi potevano raddrizzarsi. Se stimolati, essi muovevano alcuni passi allo innanzi o lateralmente, secondo il punto stimolato. Ciò facendo accadeva loro di fare un capitombolo. Se stimolati, essi facevano ancora tentativi di fuga ma non potevano sollevarsi dal suolo ». Yersin osservò che un maschio e una femmina, ambedue operati a quel modo, potevano accoppiarsi. Naturalmente, in questo caso era necessario di mettere il maschio sopra la femmina. Il maschio,

su cui fu fatta questa osservazione, aveva già emessa una spermatofora.

Le Api sopravvissero per poco tempo all'asportazione del ganglio sopraesofageo. L'Ape manifesta la stessa irrequietezza notata nel Gambero.

Le Api, a cui venne tagliato il cervello in due metà simmetriche con taglio longitudinale, mostravano un disordine funzionale soltanto nei loro rapporti con l'alveare. « Se vi venivano riportate, esse si indugiavano sulla tavoletta innanzi all'ingresso, ma non tentavano di entrare nell'alveare e non facevano attenzione alle loro compagne ».

Se le Api vengono decapitate, private cioè, dei ganglii sopra e sottoesofageo, esse possono ancora camminare, sebbene malamente. Se messe sul dorso, esse si raddrizzano aiutandosi con le gambe. « Se stimolate sulla faccia ventrale, esse afferrano l'oggetto (matita) con le gambe, lo tirano a sè, incurvano l'addome e cercano di pungerlo ». Ma non tutti gl' individui dànno risultati simili.

Per la fisiologia cerebrale debbono esser presi in considerazione soltanto gli animali operati, che manifestano disordini minimi, dappoichè l' esaurimento potrebbe rendere patologico il resto del sistema nervoso centrale.

Com' era da prevedersi in base alla teoria segmentale, il riflesso del pungiglione è possibile finchè il ganglio addominale è a posto. Il Bethe dimostrò che l'addome, separato dal resto del corpo, s'incurva pur sempre, se stimolato sulla faccia ventrale e raggiunge il punto stimolato con l'aculeo cacciato fuori; e contemporaneamente viene emesso il veleno. Il riflesso persiste anche quando tutti i segmenti addominali sono stati amputati, ad eccezione dell'ultimo.

Se si asporta il ganglio sopraesofageo in un Idrofilo (coleottero acquatico), *non soltanto continuano i movimenti locomotori, ma l' animale cammina senza fermarsi quasi mai*, manifestando soltanto alcune irregolarità che fanno supporre un cambiamento nella tensione dei muscoli antagonisti delle gambe. L'insetto evita gli ostacoli che gli si parano d'innanzi. Se un Idrofilo senza ganglio sopraesofageo vien gittato nell'acqua, esso nuota, tirando in dentro il primo paio di piedi. L'Idrofilo normale se ne sta cheto sotto i corpi oscuri. Quello, il cui ganglio sopraesofageo è stato diviso in due con un taglio longitudinale, non presenta questa reazione particolare, sebbene la luce possa ancora produrre su esso altri effetti. Se, mentre si muove , lo si espone a una forte luce , o a un'ombra fitta, esso si arresta.

Un Idrofilo, cui è stata tagliata la commessura esofa-

gea destra, non si serve contro gli ostacoli delle gambe di destra con la stessa forza con cui usa quelle di sinistra. Ciò dimostra, a mio credere, che gli estensori del lato destro sono indeboliti, giacchè son questi che hanno il còmpito della difesa. Inoltre le gambe destre si muovono continuamente. Può darsi che questi due fatti sieno in qualche modo connessi fra di loro. L'indebolimento dei muscoli estensori rende più facili i movimenti pendolari delle gambe. La stessa spiegazione può valere per il Gambero, le Api, ecc. Se si asportano il ganglio sopraesofageo, e il sottoesofageo, l'animale esegue movimenti ambulatorii solo quando venga stimolato. Ma la capacità a eseguire movimenti ambulatorii coordinati non è abolita. Se lo si mette sul dorso, l'insetto cerca di ripigliare la posizione normale, ma gli sforzi delle gambe riescono vani. Posto sotto l'acqua, esso fa ancora movimenti di nuoto, ma non avanza d'un passo.

Gli esperimenti eseguiti dal Bethe sugli altri ganglii dell'Idrofilo non c'interessano pel nostro scopo. Riferiamo soltanto un risultato di somma importanza per noi: « Nè il ganglio sottoesofageo, nè quello protoracico sono sede del riflesso che serve a raddrizzare l'animale quando esso è posto sul dorso, e neanche della coordinazione dei muscoli della locomozione, sia della deambulazione che del nuoto. Sembrerebbe come

se questi riflessi fossero piuttosto localizzati in ciascun ganglio toracico pel segmento corrispondente ». Quest'ultima affermazione contiene la principale verità intorno a qualsiasi sistema nervoso complicato. Ogni segmento d'un animale segmentato può essere considerato come un singolo animale a riflessi, paragonabile a un'Ascidia; e l'analisi dei riflessi si fonda sui medesimi principii e conduce agli stessi risultati in ambo i casi. La complicazione, che appare negli animali segmentati, sta nel fatto che, quando un processo di stimolazione avviene in un segmento, esso vien trasmesso ai ganglii vicini e questi producono processi della medesima natura. È possibile che la natura dello stimolo aiuti anche a determinare quella del movimento. L'ammettere l' esistenza di speciali centri di coordinazione è superfluo. Un altro fatto importante risulta dagli esperimenti di asportazione o di recisione delle connessioni nervose; quello, cioè, che nelle parti, le quali sono in connessione protoplasmatica col luogo dell' operazione, il taglio può produrre un cambiamento, che talora è transitorio, talora permanente — i così detti effetti dello *choc*. L' effetto dello *choc* è massimo quando si manifesta sotto forma di degenerazione. È notevole che nelle operazioni fatte sul sistema nervoso, centrale l'effetto

dello *choc* è molto maggiore nella parte posteriore al punto operato che non nell'anteriore, verso il capo.

Ciò potrebbe indicare che vi è una corrente costante d'impulsi, o di influenze diretta dal cervello alle parti posteriori del sistema nervoso centrale. È forse all'interrompersi di tale corrente che debbono riferirsi le condizioni che chiamiamo effetti dello *choc* e che possono essere transitorie. Questi effetti dello *choc* sono di gran lunga meno gravi negli animali a sangue freddo, che non in quelli a sangue caldo. Finora non possediamo nozioni sufficienti a permetterci una spiegazione degli effetti dello *choc*.

BIBLIOGRAFIA.

1. HYDE, IDA H. *The Nervous Mechanism of the Respiratory Movements of Limulus Polyphemus*. In *Journal of Morphology*, vol. IX., 1894.

2. LANGENDORFF, O. *Studièn über die Innervation der Athembewegungen*. I. Mittheilung. In *Archiv f. Physiologie*, 1880.

3. PORTER, W. T. *The Path of the Respiratory Impulse from the Bulb to the Phrenic Nuclei*. In *Journal of Physiology*, vol. XVII., 1894-95.

4. VULPIAN. *Leçons sur la Physiologie générale et comparée du Système Nerveux*. Paris, 1866.

5. BETHE, A. *Vergleichende Untersuchungen über die Functionen des Centralnervensystems der Arthropoden*. In *Pflüger's Archiv*, Bd. LXVIII., 1897.

6. Bethe, A. *Das Centralnervensystem von Carcinus mænas.* In *Archiv f. mikroskop. Anatomie und Entwicklungsgeschichte,* Bd. L., 1897; Bd. LI., 1898.

7. Steiner, J. *Die Functionen des Centralnervensystems und ihre Phylogenese.* III. Abtheilung. *Die wirbellosen Thiere.* Braunschweig, 1898.

CAPITOLO VIII.

ESPERIMENTI SUI MOLLUSCHI.

La bibliografia intorno alle funzioni del sistema nervoso centrale dei Molluschi è molto scarsa, ma ha tuttavia un certo valore, poichè ci fornisce nuove prove della teoria, che afferma i movimenti spontanei semplici, o ritmici, nonchè gli atti riflessi, non dipendere dal cervello o da particolarità specifiche dei ganglii. Un Gasteropodo, cui sia stato tolto il cervello (g, fig. 33), continua a muoversi spontaneamente. Lo Steiner ha osservato questo fatto in un mollusco pelagico trasparente, la Pterotrachea, lunga circa 10 cm. (1) Il piede di questo mollusco si è trasformato in una specie di natatoia.

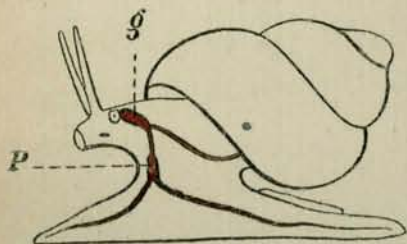



Fig. 33. Rappresentazione schematica del sistema nervoso centrale d'una chiocciola (Paludina vivipara).

g cervello; P. ganglio pedale, (modificata dal Leydig).

Se si distrugge da un sol lato o completamente il

ganglio sopraesofageo, i movimenti di locomozione continuano inalterati. Invece la distruzione del ganglio pedale fa cessare ogni movimento. Lo Steiner conchiude da ciò che « il solo ganglio pedale regola tutta la locomozione dell'animale ». Questa conchiusione antropomorfica dice troppo. Dall'osservazione fatta possiamo conchiudere soltanto che le fibre protoplasmatiche, che mettono in connessione la pelle con i muscoli del piede passano attraverso il ganglio pedale. Lo Steiner cercò inoltre di vedere se fosse possibile di produrre movimento di maneggio col tagliare da un sol lato la commessura esofagea in altri molluschi, Pleurobranchia e Aplysia. Il risultato fu negativo come per la Pterotrachea. Ma, nella Cymbulia, la distruzione della metà del ganglio pedale, produsse paralisi della metà dell'organo locomotore. L'animale si muoveva in circolo, perchè soltanto un'aletta batteva l'acqua (La Cymbulia nuota per mezzo di due alette, che sono trasformazione del piede).

I Cefalopodi hanno un cervello complicatissimo (fig. 34). Esso consta di una massa dorsale e di una ventrale, ciascuna composta di varii ganglii. I ganglii dorsali sono uniti ai ventrali mediante commessure. Vi sono, inoltre, una serie di ganglii periferici, i ganglii delle braccia *Tg*, (fig. 34), per esempio: È molto significativo per la teoria segmentale che i gan-

glii delle braccia bastino a produrre i riflessi delle braccia stesse, come ha dimostrato V. Uexküll nell'Eledone (2). Da esperimenti fatti su Vertebrati si era stati condotti ad ammettere che i ganglii periferici non possano trasmettere i riflessi.

Ora, per quel che riguarda gli esperimenti sui Cefalopodi, lo Steiner riferisce quanto segue intorno all'*Octopus vulgaris*: « Se si asporta il ganglio dorsale da un lato o si tagliano le due commessure di un lato, non si nota il benchè minimo cambiamento nei processi vitali dell'animale, che continua a muoversi spontaneamente come prima, attacca la sua preda (il *Carcinus mœnas*) abilmente, e la divora. Ma il quadro cambia se si asporta l'intero ganglio dorsale. In questo caso ancora le due specie di movimenti persistono : il polpo può strisciare servendosi delle sue braccia, o può spingersi attraverso l'acqua come una freccia cacciando ritmicamente l' acqua dalla cavità del mantello. Ma questi movimenti non avvengono più *spontanea-*

Fig. 34. Cervello di Seppia.
Cg, ganglio cerebrale; *Spg*, ganglio sopraesofageo; *Bg*, ganglio boccale; *Tg*, ganglio delle braccia (dal Claus).

mente; essi si manifestano soltanto quando l'animale vien stimolato; inoltre il Polpo non prende più spontaneamente il cibo. L'Octopus normale, che è dotato di *evidente intelligenza* [?], ha l'abitudine di osservare con grandissima attenzione tutto ciò che lo circonda, ma ora esso se ne sta indifferente a tutto, come un'idiota, e soltanto i movimenti respiratorii rivelano ch'esso è ancora in vita. La vista non è abolita, chè il Polpo si ritrae se si gli si avvicina agli occhi un bastone ». V Uexküll in un articolo sull'Eledone ci dà notizie più complete di quelle dello Steiner. È degna di menzione la sua descrizione dello stato di grande eccitamento in cui si mette l'animale privato del ganglio cerebrale. « Tutti i riflessi sembravano accresciuti: Se qualcuno si avvicinava alla vasca in cui si trovava l'Eledone operato, questo si allontanava nuotando, laddove gli animali normali restavano tranquilli. Il cambiamento dei colori era continuo. Nella seconda notte, malgrado una rete che era tesa sulla vasca , esso riuscì a fuggire e morì sul pavimento della sala ». V. Uexküll conchiude da ciò che nel ganglio cerebrale si trovano dei centri inibitorii. Abbiamo veduto che il Bethe era giunto a una conchiusione simile riguardo al ganglio sopraesofageo degli Artropodi. Abbiamo già discusso questo

argomento a proposito degli esperimenti del Maxwell sulla Nereis.

I nervi delle braccia hanno origine nel ganglio pedale. Ma quest'ultimo è unito al ganglio sopraesofageo direttamente per mezzo delle commessure anteriori e indirettamente per mezzo di quelle posteriori. È ora interessante sapere che l'influenza esercitata dalla parte anteriore del ganglio sopraesofageo sui movimenti delle braccia, quando lo si stimola, è proprio opposta a quella esercitata dalla parte posteriore. Se si taglia con un taglio frontale la massa ganglionare sopraesofagea tra le due paia di commessure, e si stimolano poi i monconi profondamente, dove sono situati i ganglii centrali, si ottengono, secondo il v. Uexküll, i risultati seguenti: la stimolazione del moncone anteriore fa aderire fortemente le ventose delle braccia; la stimolazione del pezzo posteriore fa lasciar presa alle ventose e fa ritirare le braccia. I movimenti antagonisti delle braccia dipendono dunque da due parti diverse del sistema nervoso centrale. « Un animale, la cui la massa sopraesofagea è stata recisa in prossimità del primo ganglio centrale, si comporta come un animale capace soltanto di afferrare gli oggetti. Esso aderisce fortemente a qualunque corpo e se ne distacca con difficoltà. Esso

per solito mantiene la sua presa e se ne sta in riposo con le braccia distese, o striscia in avanti con grandissima difficoltà. Un animale in queste condizioni posto sul dorso d'una torpedine, vi aderisce tenacemente con le ventose delle braccia, e le scosse date dagli organi elettrici non valgono a liberare la torpedine dal suo pesante cavaliero. Si vede peraltro chiaramente che l'Eledone conserva la sua posizione di malavoglia, poichè esso si fa scuro e gitta del nero. Se un Octopus normale afferra per isbaglio una torpedine, esso non resta mai in così pericolosa vicinanza più di qualche secondo (questo fatto l'ho osservato negli Octopus, mai nell' Eledone) ». A me sembra che da questi fatti si debba trarre la conchiusione, che la parte anteriore e la posteriore del ganglio sopraesofageo sono in connessione con gruppi muscolari antagonisti. Questo rapporto è interessante in vista degli esperimenti galvanotropici che discuteremo in seguito. È inoltre probabile, in base agli esperimenti del v. Uexküll, che la presa dell'alimento dipenda dall'integrità del primo ganglio centrale, mentre il secondo e il terzo ganglio sono necessarii per tutte le altre funzioni delle braccia, per esempio, per la locomozione e per la direzione del nuoto.

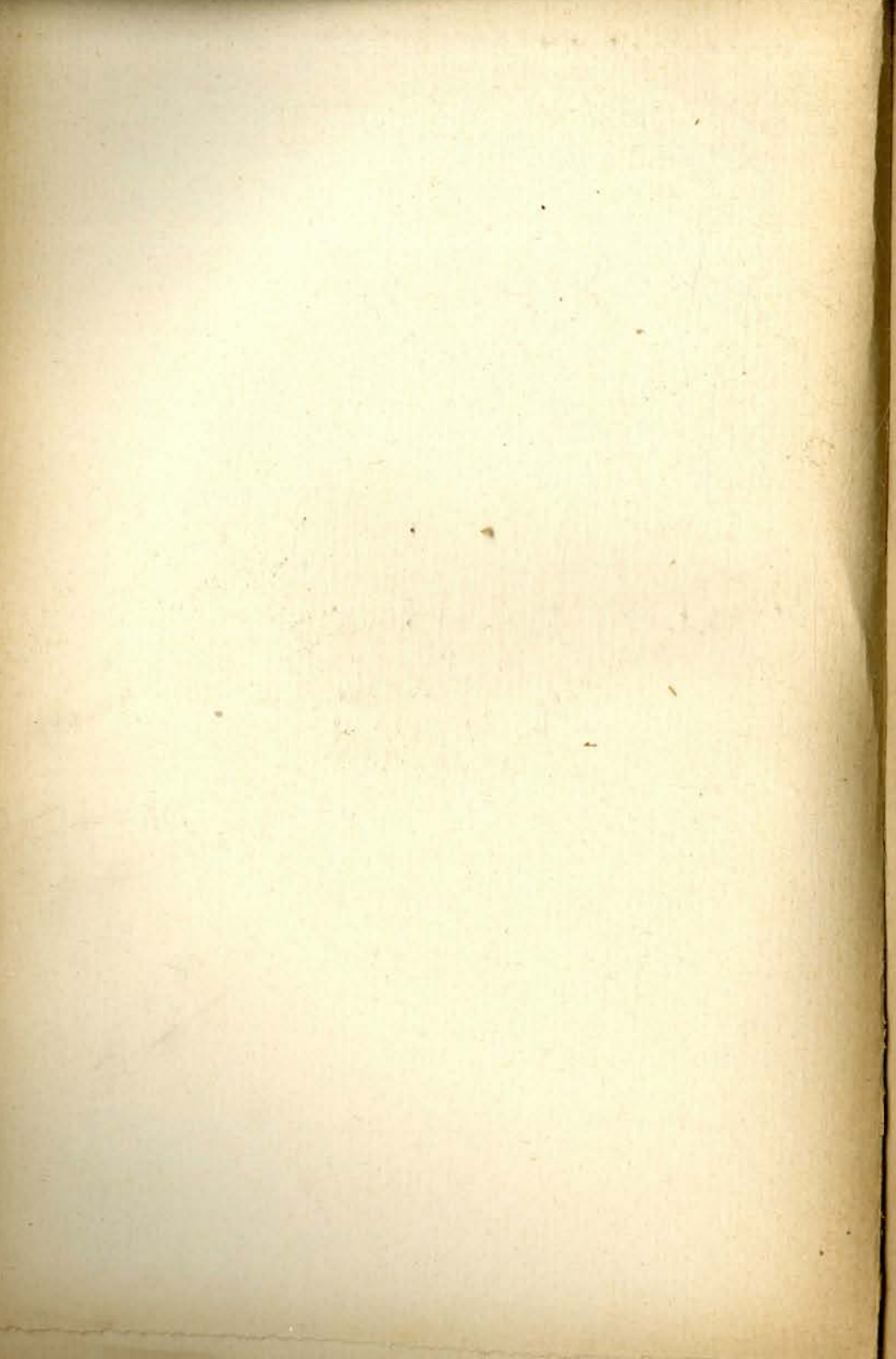
Il fatto scoperto dal v. Uexküll, che il ganglio basale, quando non è più connesso col sistema nervoso

centrale, produce movimenti coordinati di masticazione quando è stimolato, ha una grande importanza per la teoria segmentale. La pelle e i muscoli sono uniti, in questo caso, fra di loro per mezzo di fibre nervose che non passano attraverso il sistema nervoso centrale, ma attraverso un ganglio periferico che il v. Uexküll chiama ganglio bucco-intestinale. Ecco un altro fatto che parla in favore dell'idea che i ganglii debbono considerarsi soltanto come organi di trasmissione, cioè come filamenti protoplasmatici riunenti destinati ai riflessi e non come sede di misteriosi meccanismi riflessi.

Bibliografia.

1. Steiner, J. *Die Functionen des Centralnervensystems der wirbellosen Thiere*. In *Sitzungsberichte der Berliner Academie der Wissenschaften*, 1890, I., p. 32.

2. V. Uexkuell. *Physiologische Untersuchungen an Eledone moschata*. In *Zeitsch. f. Biologie*, Bd. XXXI., 1895.

3. Steiner, J. *Die Functionen des Centralnervensystems und ihre Phylogenese*. III. Abtheilung. *Die wirbellosen Thiere*, Braunschweig, 1898.

CAPITOLO IX.

LA TEORIA SEGMENTALE NEI VERTEBRATI.

1. La disposizione segmentale del sistema nervoso centrale dei Vertebrati è indicata dalla disposizione dei nervi spinali. Il numero dei ganglii segmentali, che si trovano nel capo, è superiore a quello dei nervi cranici. Il nervo acustico e il vago, per esempio, hanno origine ciascuno da più d' un solo segmento, come hanno dimostrato il Dohrn, il Locy ed altri.

Il Locy ammette l'esistenza di quattordici segmenti originarii nel capo dell'embrione d'uno Squalo, mentre i nervi cranici sono dodici. La questione presenta un interesse maggiore per la fisiologia, che non per la morfologia, dacchè con essa si connette la teoria dei movimenti coordinati. Il problema della segmentalità può avere anche un'importanza indiretta in rapporto a quello delle localizzazioni degli emisferi cerebrali, dappoichè i così detti centri della corteccia cerebrale altro non sono che i punti dove penetrano le fibre provenienti da singoli segmenti del sistema nervoso centrale.

I nervi spinali si originano nel midollo spinale, e, come s'è detto, ne indicano allo esterno la composizione segmentale. Ciascun nervo ha una radice ventrale di moto e una dorsale di senso, e quest'ultima — su ciò vogliamo richiamar l'attenzione del lettore — passa attraverso un ganglio (il ganglio spinale). Se si recide la radice ventrale, segue la paralisi dei muscoli del segmento corrispondente. Se si recide la radice dorsale, il segmento che le corrisponde diventa insensibile, o, per parlare più propriamente, diventa impossibile la trasmissione degl'impulsi, che procedono dalla periferia, ai muscoli di quel segmento e degli altri segmenti. L'operazione stessa ha però anche un'azione sulla tensione dei muscoli del segmento (e forse anche di altri). Il grado della tensione muscolare è variabile nelle condizioni normali (probabilmente in rapporto alle condizioni chimiche del muscolo). Se si fa distendere un muscolo per mezzo d'un dato peso, esso raggiungerà una certa lunghezza. Ma se si tagliano le radici spinali posteriori mentre il muscolo è tuttora in connessione nervosa col proprio segmento, il muscolo si allunga (E. v. Cyon). L'operazione produce uno *choc*, cioè probabilmente, in altri termini, un cambiamento chimico nel muscolo stesso. La natura di questo cambiamento ci è ancora ignota. L'azione delle radici posteriori sui

muscoli si manifesta anche nei movimenti d'un animale a cui sono state recise le radici posteriori delle gambe di dietro: i movimenti delle gambe vengono disturbati. È noto che i nervi cerebrali hanno anch'essi un'origine segmentale, sol che, in questo caso, le ineguaglianze dell'accrescimento delle varie parti del capo modificano all' esterno i rapporti segmentali. Fu dal fatto che il trigemino, nervo principalmente sensorio e tale da potersi considerare come la radice posteriore del faciale, possiede un ganglio periferico (il ganglio del Gasser), mentre il nervo faciale, che è principalmente nervo di moto, non possiede ganglio periferico, che il Bell fu condotto a conchiudere, che le radici spinali posteriori, provviste di ganglio periferico sono nervi di senso, mentre quelle anteriori, che non hanno ganglio, sono nervi di moto. Bell, servendosi della vivisezione, trovò che il taglio del trigemino produce disturbi nell' alimentazione degli animali che prendono il cibo con le labbra : i disturbi sono evidentemente dovuti a debolezza dei muscoli corrispondenti.

Aggiungeremo qui due parole sull'importanza delle cellule ganglionari per la conservazione del cilindrasse. Il cilindrasse può considerarsi come un prolungamento protoplasmatico della cellula ganglionare, il quale vive soltanto finchè rimane in connessione con

la cellula. Ora le cellule ganglionari delle radici dorsali si trovano nel ganglio spinale, quelle delle radici ventrali nelle corna ventrali del midollo spinale. Se si tagliano le radici posteriori, quella parte delle fibre che è in connessione col midollo spinale degenera, mentre la parte che è connessa col ganglio spinale si conserva e cresce o rigenera. Se si tagliano le radici ventrali, il moncone periferico degenera, mentre quello centrale, ancora unito al midollo spinale, si conserva e cresce. Va qui brevemente menzionato, che le fibre nervose delle radici posteriori, secondo la scuola del Golgi, non sono unite con le cellule ganglionari delle corna posteriori del midollo spinale, ma vengono soltanto a contatto con quelle 1). Questo fatto non ha importanza per la trasmissione dell'impulso: non è necessario in ogni caso che le cellule ganglionari delle corna posteriori e i nervi di senso siano fusi fra loro ; basta che essi sieno in intimo contatto. Engelmann richiamò l' attenzione su tali rapporti molto tempo addietro, nel suo eccellente articolo sulla conduzione nell'uretere.

2. Esistono dati sufficienti per dimostrare la loca-

---

1) Le pubblicazioni dell'Apathy sollevano dubbi intorno ai risultati ottenuti coi metodi del Golgi.

lizzazione segmentale dei riflessi nel midollo spinale. In un cane, il cui midollo spinale è stato tagliato in un punto qualsiasi della regione toracica, la parte posteriore rimane interamente separata da quella anteriore, tanto per le funzioni di moto che per quelle di senso. Immediatamente dopo l'operazione, insorgono gravi effetti di *choc*, ma questi sono temporanei; su ciò torneremo più tardi. L'interruzione della continuità è permanente, dacchè nel sistema nervoso centrale degli animali superiori non si è osservato nessun fenomeno di rigenerazione, ma soltanto una cicatrizzazione delle superficie tagliate per formazione di tessuto connettivo. In questi animali la parte situata dietro al taglio presenta tutte le reazioni possibili nei segmenti corrispondenti. Goltz ha dimostrato il fatto nei cani. Se si strofina la pelle, si provocano movimenti grattatorii delle gambe posteriori; stimolando la pelle ventrale si può provocare erezione ed emissione d'orina. I riflessi rettale e vescicale, nonchè le reazioni vasomotorie, sono intatti. Abbiamo già richiamato l'attenzione sul fatto che i movimenti respiratorii sono processi segmentali. Goltz ha dimostrato, che anche i riflessi in cui entrano in gioco i muscoli delle braccia sono segmentali (2). Durante il periodo degli amori il maschio della rana afferra la femmina con le sue estremità anteriori. Se in quell'epoca si amputano a

un maschio il capo e la parte posteriore del corpo, lasciando intatto soltanto un pezzo che comprende le braccia e la porzione del midollo spinale, che è in rapporto con queste, basta fregare la faccia ventrale di questo pezzo per provocare il riflesso dell'abbraccio.

3. Nell'esaminare il cervello dei Vertebrati siamo costretti a occuparci del cervello degli animali a sangue freddo, per la semplice ragione che in quelli a sangue caldo non si possono eseguire bene operazioni in prossimità del midollo allungato senza produrre un arresto della respirazione. Nei Vertebrati a sangue freddo gli effetti dello *choc* non sono così gravi. Abbiamo scelto il cervello della Rana come tipo, perchè esso è stato studiato più accuratamente. Esso consta principalmente degli emisferi cerebrali (G H. fig. 35), del talamo ottico (Th. O), del lobo ottico, del cervelletto (K H), e del midollo allungato. Il diagramma (fig. 35) mostra l'origine dei nervi cerebrali (V-XI). È nostra intenzione di far vedere in questo capitolo che le attività individuali della Rana dipendono dai ganglii segmentali e che non possiamo parlare di « centri » dei singoli movimenti a meno che la parola centro non si usi come sinonimo di ganglio segmentale.

Considereremo dapprima i movimenti locomotori coordinati. Per molto tempo ha imperato il dogma

che i movimenti di deambulazione potessero essere eseguiti soltanto dalle rane provviste dei loro emisferi cerebrali. Quest'affermazione fu fatta del Flourens. Egli osservò che le rane prive di emisferi cerebrali non si movevano più spontaneamente (3). Più tardi lo Schrader dimostrò che questa osservazione non era esatta; che questa mancanza di spontaneità si manifesta soltanto quando sono lesi i talami ottici (4). Dobbiamo conchiudere da ciò che la facoltà dei movimenti spontanei ha sede nei talami ottici? Questa conchiusione sarebbe errata, perchè, se si asporta

Fig. 35. Cervello della Rana

GH, emisferi cerebrali; Th. O, talami ottici; Lob. opt, lobi ottici KII, cervelletto; V-XI origine dei nervi cerebrali da 5° all' 8° paio. (Dal Wiedersheim).

l'intero cervello d'una Rana, compresa la parte commessurale del midollo allungato, l'animale sembra invece « invaso da un irresistibile desiderio di muoversi; esso gira in qua e in là senza posa, con movimenti perfettamente coordinati, e non si cheta finchè non sia giunto in un angolo del recinto in cui è

tenuto » (Schrader). Essa si comporta come negli esperimenti del Maxwell le Nereis private del cervello. Flourens collocò le sue localizzazioni troppo in alto. Ci preme far notare che le rane, cui lo Schrader tolse l'intero cervello, inclusa la parte commessurale del midollo allungato, non soltanto si muovevano, ma erano capaci di arrampicarsi. Sicchè lo stato d'immobilità, che si manifesta in seguito a una lesione del talamo, non è dovuto a perdita della spontaneità. Lo Steiner, anche lui, ha tentato di localizzare la locomozione in un « centro ». Egli trovò che le Rane, che avevano perduta la parte commessurale del midollo allungato, non si muovevano più, e ritenne pertanto che quella parte avesse da sola il controllo di tutti i movimenti ambulatorii (5 e 6). I risultati contrarii dello Schrader demoliscono le conchiusioni dello Steiner. Questi fece evidentemente le sue osservazioni su animali moribondi, poichè le sue Rane sopravvissero al massimo una settimana all'operazione, laddove quelle dello Schrader vissero molti mesi e si riebbero completamente dall'operazione subìta.

Secondo la teoria segmentale, d'altra parte, dobbiamo aspettarci che sieno necessarie alla locomozione soltanto quelle parti del sistema nervoso centrale che corrispondono ai segmenti dei muscoli delle braccia e delle gambe. Per modo che dev' essere possibile

di ottenere movimenti coordinati di locomozione sempre che i ganglii segmentali dei muscoli delle braccia e delle gambe sieno intatti. Ciò corrisponde ai risultati ottenuti dallo Schrader, che, dopo avere estirpato l'intero cervello, compresa la parte commessurale, constatò la persistenza dei movimenti coordinati. Possiamo spingerci anche oltre ed estirpare l'intero midollo allungato fino all'estremo del calamo scrittorio e veder continuare la coordinazione dei movimenti. « I disturbi della coordinazione dei movimenti cominciano soltanto con l'apparente diminuzione dei movimenti delle gambe anteriori, la quale va sempre più accentuandosi quanto più il taglio s'accosta all'origine del plesso brachiale a partir dall'estremo del calamo. Quando il taglio ha raggiunto l'origine del plesso, l'animale si abbatte sul ventre; le gambe anteriori non sono più capaci di portare il corpo. Se si stimola l'animale sulla linea mediana, per esempio all'ano, le gambe posteriori spingono il corpo all'innanzi. Gli arti anteriori partecipano ancora al movimento con movimenti « alternanti » ma insufficienti e caratterizzati da un peculiare tremolìo. Un vero movimento ambulatorio coordinato non può più essere eseguito. In questo caso constatiamo ancora la completa validità della teoria segmentale: le lesioni del midollo spinale in prossimità del plesso brachiale

ostacolano i movimenti ambulatorii solo in quanto essi riguardano gli arti anteriori. Quelli posteriori, invece, continuano a funzionare normalmente. Fenomeni simili si possono osservare nei Pesci. Questi anche cessano dal muoversi quando si asporta il cervello fino al midollo allungato. Ma sarebbe erroneo conchiudere da ciò che il centro della locomozione è situato nel midollo allungato. Se si taglia il capo d'uno Squalo, il corpo continua a nuotare spontaneamente. Questo esperimento fu fatto dallo Steiner. Dal punto di vista della teoria segmentale dovevamo aspettarci questo risultato. La coda è l'organo locomotore dello Squalo e per mantenerne l'attività sono necessarii i soli ganglii del midollo spinale. Se si taglia trasversalmente il midollo spinale d'una giovane Salamandra, i movimenti della parte anteriore e della posteriore sono così ben coordinati che sembra appena credibile che una tale operazione abbia avuto luogo. Lo stesso avviene nell'Anguilla (8). Le condizioni sono presso a poco quelle che si trovano nel Lombrico.

Se si strofina una Rana sul dorso, essa si mette a gracidare, e in una Rana, cui è stato tolto il cervello fino al midollo allungato, si può provocare, come ha dimostrato il Goltz, lo stesso riflesso vocale con la regolarità d'una macchina (2). Dal punto di vista della teoria segmentale questo riflesso è mantenuto dall'integrità

del midollo allungato, poichè quivi hanno la loro origine i nervi motori per la produzione della voce. La teoria dei centri aveva trovato un ipotetico « centro » per questo riflesso, situato molto più in alto nel cervello.

4. L'istinto dell'alimentazione e della propria conservazione era allogato, come tutti gl'istinti, negli emisferi cerebrali. Se si analizza questo istinto, si vedrà ch'esso si compone di varii riflessi, che vengono determinati successivamente. Il primo è un riflesso visivo; la Rana acchiappa soltanto gli oggetti che si muovono (le mosche, per esempio). Il nervo ottico termina nel talamo ottico, onde si deve prevedere che la perdita degli emisferi cerebrali non impedirà alla rana di acchiappar mosche. Lo Schrader trovò che così accade realmente. Gli autori precedenti, che credettero i loro esperimenti dimostrassero la necessità degli emisferi cerebrali per la funzione visiva, furono tratti in errore dagli effetti dello *choc* dovuto all'operazione, e così essi collocarono troppo in alto la localizzazione. Il Goltz aveva inoltre già dimostrato che la Rana privata degli emisferi cerebrali, evita gli ostacoli. Lo stesso si dica per i pesci, che non hanno più emisferi cerebrali. Il primo atto nella presa dell'alimento è un riflesso ottico. Il cibo, venendo poi a contatto col palato, determina riflessi di degluti-

zione. Questi si compiono per mezzo del gruppo del vago. Secondo la teoria segmentale questi riflessi sarebbero sempre possibili anche quando tutte le parti del cervello anteriori ai nuclei del vago fossero asportate. E così è infatti; finchè il midollo allungato rimane intatto, la Rana inghiotte il cibo che le si mette nella bocca.

La respirazione delle Rane è funzione principalmente boccale e cervicale. I segmenti nervosi, che corrispondono a queste parti del corpo, si trovano nel midollo allungato e al principio di quello spinale. Se questo è reciso dietro al nodo vitale (calamo scrittorio), secondo le osservazioni dello Schrader, tutti i muscoli, i cui nervi hanno origine dietro al taglio, continuano a partecipare coordinatamente alla respirazione.

Si credeva un tempo, che i movimenti compensatorii delle Rane dipendessero da organi del cervello medio. Ma lo Schrader constatò, che le Rane, cui era stato asportato il cervello fino al midollo allungato (origine dell'acustico), mostravano ancora movimenti compensatorii. I fisiologi che lo avevano preceduto erano stati tratti in errore da effetti accidentali dell'operazione. Per completare l'argomento, bisogna aggiungere che i riflessi per cui le Rane si spazzano la

pelle e si sbarazzano dei corpi estranei hanno un carattere puramente segmentale.

Fatta così una rivista delle principali reazioni della Rana, abbiamo trovato, che nè nel cervello, nè nel midollo spinale esistono localizzazioni funzionali, ma che quelle reazioni sono semplici riflessi segmentali, proprio come negli Anellidi e negli Artropodi. Era naturale che gli esperimenti fatti sugli animali inferiori ci conducessero a tale interpetrazione. Che lo Schrader l'avesse già intuìta, prima che gli esperimenti qui riferiti fossero conosciuti, è dimostrato dalle parole con cui egli conchiude il suo articolo sul cervello della Rana: « Le varie serie di esperimenti descritti ci apprendono che il sistema nervoso centrale della Rana può venir distinto in una serie di sezioni, ciascuna delle quali è atta a compiere una funzione indipendente. Ciò ravvicina molto il sistema nervoso centrale della Rana a quello delle forme inferiori, consistente in una serie di ganglii distinti uniti fra di loro da commessure. Ciò parla contro la monarchia assoluta d'un singolo apparato centrale e contro l'esistenza di varie sorte di centri, e c'invita a ricercare la centralizzazione nel molteplice accoppiamento di stazioni relativamente indipendenti ». Potrebbe sollevarsi il quesito se le forme di attività

della Rana da noi fin qui considerate includano *tutte* le reazioni di questo animale. I più complicati istinti non sono altro, per la maggior parte, se non serie di riflessi segmentali. Io vorrei raccomandar l'uso della espressione: « riflessi concatenati »; quando l'attuazione di un singolo riflesso rappresenta al tempo stesso lo stimolo che determina un riflesso successivo. La presa dell'alimento può servire come esempio d' una siffatta catena di riflessi. Il riflesso ottico della Mosca che si muove determina il riflesso acchiappatorio; il contatto della Mosca con l' epitelio boccale provoca quello di deglutizione. Ciascuno di questi riflessi è prettamente segmentale. Tenendo conto dell'atto di trasmissione, i movimenti complessi possono essere così risoluti in pochi riflessi segmentàli. Un secondo fatto va preso in considerazione, se vogliamo ricondurre le reazioni d'una Ràna a riflessi segmentali, e cioè l'irritabilità degli organi del ricambio materiale. Nel capitolo sugl'istinti vedremo come le condizioni chimiche, specialmente, influiscano sulla forma d'irritabilità dell'animale, e come tutte le condizioni che conducono a cambiamenti chimici nell' organismo (temperatura, alimento, prodotti sessuali) ne modifichino anche l'irritabilità. Allora potremo intendere perchè la Rana si nasconda nel fango al cominciar del freddo nell' autunno e si mostri nuovamente al principio

della primavera, o, più propriamente, quando comincia a elevarsi la temperatura. Del resto il riflesso segmentale nella Rana è determinato anche dall'irritabilità degli organi periferici e dalla disposizione anatomica dei muscoli. Il ganglio segmentale funziona, in fondo, come una semplice connessione protoplasmatica fra la superficie del corpo e i muscoli.

Gli esperimenti del Goltz e del Goltz ed Ewald sul midollo spinale dei Cani dimostrano che la legge dei riflessi segmentali si verifica anche nei Cani. Ma negli animali a sangue caldo qualunque operazione fatta in prossimità del midollo allungato è accompagnata da uno *choc* così grave per i ganglii segmentali respiratorii, che la dimostrazione sperimentale manca tuttora per i ganglii del midollo allungato dei Vertebrati superiori. Si è tentato di sperimentare con stimoli elettrici, ma gli esperimenti mostrano soltanto, che qualche maniera di connessione protoplasmatica debba esistere fra il punto stimolato e i ganglii segmentali corrispondenti ai muscoli che si muovono. Il fatto, per esempio, che i movimenti respiratorii sono influenzati dalla stimolazione del terzo ventricolo, prova soltanto che in questa regione vi sono delle fibre che vanno ai ganglii segmentali respiratorii. Ma non è legittima la conchiusione che nel terzo ventricolo si trovino ganglii respiratorii o « centri respi-

ratorii ». Due circostanze hanno ostacolato l' evoluzione della teoria segmentale. In primo luogo la fisiologia comparata del cervello e l'embriologia non sono state prese nella debita considerazione. Il *cervello* dei Vertebrati manifesta la sua composizione segmentale soltanto in un precoce stadio embriologico, epperò pochi fisiologi sono stati finora indotti a sospettare che il carattere segmentale del sistema nervoso centrale potrebbe essere la chiave per spiegarcene le funzioni. In secondo luogo s'è trascurato di tener conto degli effetti dello *choc* sulle parti del sistema nervoso centrale situate dietro al luogo dell'operazione. È possibile che certi impulsi fluiscano costantemente dalle regioni cefaliche del sistema nervoso centrale alle regioni inferiori; e che l' interruzione d' una siffatta influenza produca un'alterazione nelle condizioni dei ganglii segmentali posteriori al luogo dell'operazione, alterazione che corrisponde all'effetto di *choc*.

Finalmente dev'essere qui messa in evidenza la differenza principale fra l'interpetrazione segmentale del sistema nervoso centrale e la teoria dei centri. Secondo la teoria dei centri, il sistema nervoso centrale consiste in una serie di centri corrispondenti ad altrettante « funzioni ». Ogni « funzione » è determinata dalla struttura del proprio « centro ». Secondo la teoria segmentale, invece, nel sistema nervoso cen-

trale esistono soltanto ganglii segmentali indifferenti, e le diverse reazioni o riflessi son dovuti ai diversi organi periferici e alla disposizione anatomica dei muscoli. La teoria dei centri deve dichiararsi soddisfatta col semplice problema della localizzazione della « sede » apparente d'una « funzione » senza poter spiegare la dinamica delle reazioni dell'animale, dacchè questa dipende in realtà da organi periferici e non da particolari disposizioni dei ganglii. Per questo motivo la teoria segmentale è sola capace di condurci a una concezione dinamica delle funzioni del sistema nervoso centrale.

La differenza fra le due teorie risalta maggiormente se facciamo un confronto tra le funzioni del sistema nervoso centrale e quelle della retina. La percezione visiva delle forme consiste nella facoltà dei singoli elementi retinici di determinare, secondo il posto che essi occupano nella retina, diverse sensazioni spaziali. Un singolo elemento retinico può contribuire alla formazione di molte immagini diverse. Dal punto di vista della teoria segmentale, la funzione del sistema nervoso centrale può supporsi essere la seguente: i varii suoi elementi o ganglii sono come gli elementi retinici nella percezione delle forme; gli stessi elementi o ganglii partecipano a molte « funzioni ». Ogni elemento ha la sua parte nel risultato complessivo se-

condo la posizione del segmento e altre qualità generali o speciali. Ma se vogliamo renderci conto del modo come la retina agirebbe conformemente alla teoria dei centri, dovremmo ammettere che ogni elemento retinico servisse alla percezione d'una sola immagine, e che noi potessimo vedere soltanto un numero d'immagini diverse eguale al numero degli elementi retinici (per esempio dei bastoncelli). Nel fare questo confronto, noi non commettiamo nessuna ingiustizia verso la teoria dei centri: i suoi rappresentanti più conseguenti ammettono infatti, che ogni immagine mnemonica sia allogata in una speciale cellula, e che il numero delle cellule del cervello determini il numero delle immagini mnemoniche possibili.

Voglio far notare al lettore che il D.r A. Meyer è giunto, indipendentemente, riguardo al carattere segmentale del sistema nervoso centrale dei Vertebrati, a conchiusioni simili a quelle sostenute in questo capitolo (9).

Bibliografia.

1. Goltz. *Ueber die Functionen des Lendenmarks des Hundes.* In *Pflüger's Archiv,* Bd. VIII., 1874.

2. Goltz. *Beiträge zur Lehre von den Nervencentren des Frosches.* Berlin, 1868. Verlag von Hirschwald.

3. Flourens, P. *Recherches expérimentales sur les Propriétés et les Fonctions du Système Nerveux,* etc. 2. édit. Paris, 1842.

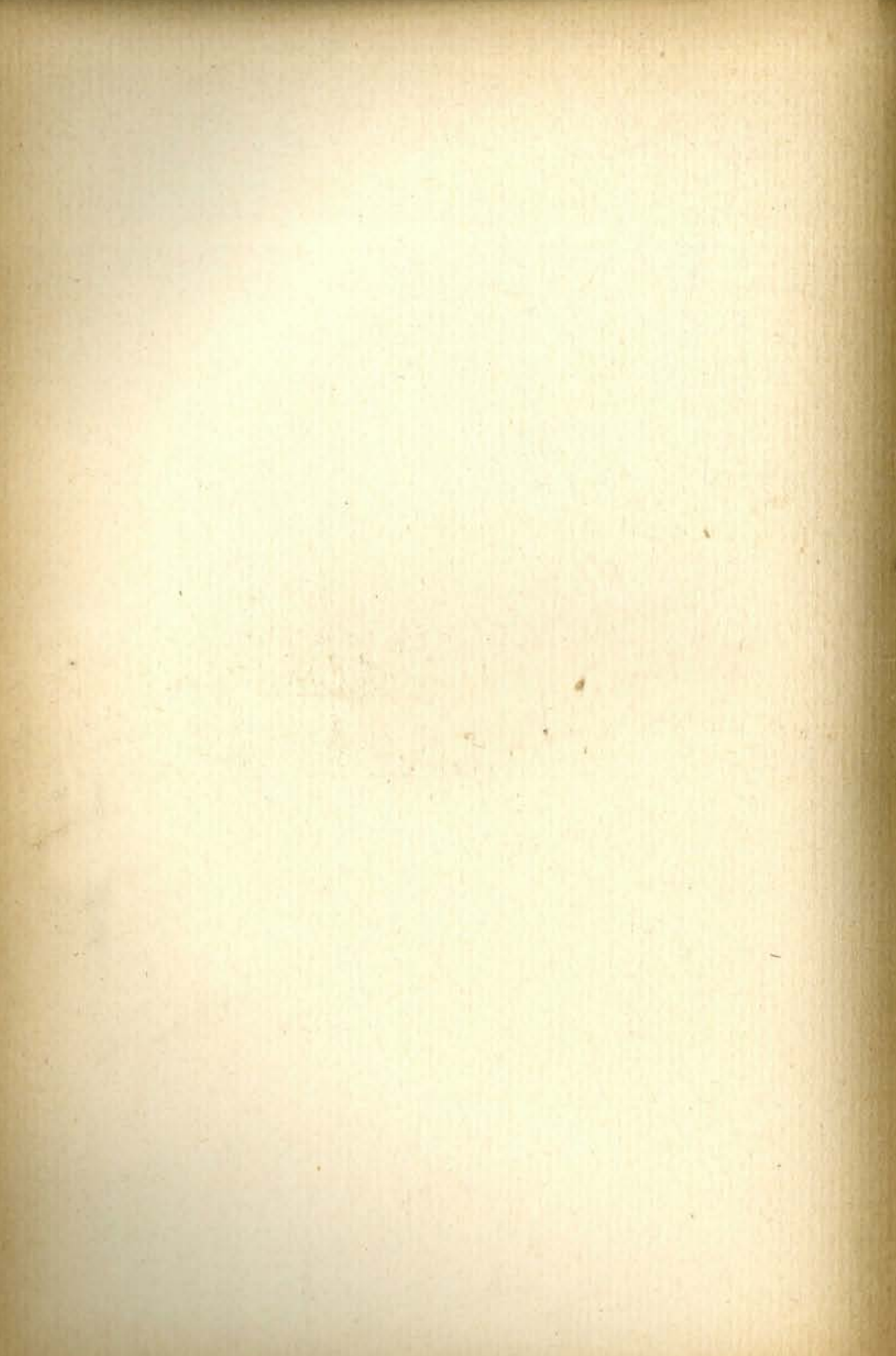
4. Schrader, Max E. G. *Zur Physiologie des Froschgehirns.* In *Pflüger's Archiv,* Bd. XLI., 1887.

5. Steiner, J. *Die Functionen des Centralnervensystems und ihre Phylogenese.* Erste Abtheilung: *Untersuchungen über die Physiologie des Froschhirns.* Braunschweig, 1885.

6. Steiner, J. *Die Functionen des Centralnervensystems und ihre Phylogenese.* II. Abtheilung, *Die Fische.* Braunschweig, 1888.

7. Goltz, Fr., e Ewald, J. R. *Der Hund mit verkürztem Rückenmark.* In *Pflüger's Archiv,* Bd. LXIII. 1896.

8. Bickel. *Beiträge zur Rückenmarksphysiologie des Aales.* In *Pflüger's Archiv,* Bd. LXVIII, 1899.

9. Meyer, Adolf. *Critical Review of the Data and General Methods and Deductions of Modern Neurology.* In *Journal of Comparative Neurology,* vol. VIII, 1898.

CAPITOLO X.

DECUSSAZIONE PARZIALE DELLE FIBRE E MOVIMENTI COATTI.

Da quel che precede appare chiaro, che nel sistema nervoso centrale dei Vertebrati si presentano soltanto gangli segmentali e riflessi segmentali. Centri superiori, un « centro di coordinazione » a mo' d'esempio, non possono esistere. L'irritabilità e la conduttività bastano da sole a produrre la coordinazione nelle Meduse, nel cuore, nella respirazione del Limulus e nei movimenti del Lombrico e della Salamandra. Lo Schrader ha asserito il vero: è la sola natura delle connessioni nervose quella che determina la cooperazione di diversi segmenti in una comune attività. Alcune di queste connessioni richiedono una menzione speciale; quelle, per esempio, nelle quali si verifica una decussazione totale o parziale di fibre. L'esempio più ovvio di decussazione parziale è forse quello dei nervi ottici. Le fibre di questi s'incrociano per modo, che, mentre ciascun occhio possiede il proprio nervo, ogni tratto ottico contiene fibre che provengono dai due occhi. Le fibre della metà tem-

porale delle retine passano attraverso il chiasma senza incrociarsi (rimangono, cioè, nel medesimo lato del capo e del cervello), quelle provenienti dalla porzione nasale delle retine si decussano, s'incrociano, cioè, passando al lato opposto del capo e del cervello. Il tratto ottico sinistro contiene fibre provenienti dal lato temporale dell'occhio sinistro e fibre provenienti dal lato nasale o interno dell'occhio destro. Se si recide il tratto ottico, le metà sinistre di ambedue gli occhi diventano cieche e il paziente non vede più nulla nella metà destra del campo visivo. Si ha in questo caso emianopsia.

Una parziale decussazione avviene anche nei nervi motori dell'occhio. Provvisoriamente possiamo considerare, per semplicità, i varii muscoli di ciascun occhio come uno solo. Nei movimenti laterali dei nostri occhi, il retto esterno d'un occhio e quello interno dell'altro cooperano. Se ammettiamo un rapporto congenito fra gli elementi retinici e i movimenti degli occhi, il retto esterno di destra e il retto interno di sinistra debbono essere innervati dalla metà sinistra del cervello. Le fibre nervose dei retti esterni debbono incrociarsi, quelle dei retti interni non. La decussazione parziale avviene, in questo caso, s'intende, nel cervello, non alla periferia. L'espressione patologica di questa semi-decussazione motrice è la *déviation con-*

juguée, che è una malattia nervosa motoria corrispondente a quella che nella sfera dei sensi è l'emianopsia. Dobbiamo aspettarci a incontrare queste semidecussazioni soltanto quando organi simmetrici ricevono sempre innervazioni eguali, come nel caso dei nostri occhi. Le nostre braccia e le nostre gambe possono muoversi indipendentemente l'una dall'altra, ma, nei Vertebrati inferiori, il caso è diverso. Le pinne pari dei Pesci ricevono innervazione eguale nei due lati. Ho dimostrato che la distruzione d' un organo dell'udito o d'un nervo acustico produce cambiamenti associati nella posizione degli occhi e delle pinne (1). Se in uno Squalo distruggiamo il nervo acustico sinistro, oppure la metà sinistra del midollo allungato, dove penetra il nervo acustico, l'occhio sinistro del pesce guarderà in basso, il destro in alto. Questo cambiamento di posizione degli occhi fa supporre che la tensione relativa dei muscoli che servono ad alzare gli occhi sia mutata. Nell'occhio sinistro la tensione dei muscoli abbassatori predomina su quella dei loro antagonisti, nell'occhio destro avviene l'opposto. Le pinne, similmente, manifestano cambiamenti di posizione associati. La pinna sinistra è alzata verso il dorso, la destra abbassata verso il ventre. Si può dire che i due occhi hanno girato intorno all'asse longitudinale dell'animale verso sinistra, mentre le pin-

ne hanno girato intorno allo stesso asse, ma a destra. Sebbene le pinne pettorali mostrino più chiaramente i cambiamenti di posizione associati, questi si trovano anche in tutte le altre pinne, con la sola differenza, che la quantità del cambiamento di posizione diminuisce con l'aumentar della loro distanza dal punto operato. L'influenza dell'operazione deve diminuire in proporzione della distanza del ganglio dalla sede di quella. La resistenza alla trasmissione del cambiamento aumenta con la distanza.

Queste osservazioni ci permettono di trarre una conchiusione intorno ai rapporti dei muscoli con le metà destra e sinistra dei ganglii corrispondenti. Dobbiamo ritenere che dalla distruzione d'una parte del cervello possa risultare una *diminuzione* permanente, ma non un *aumento* permanente della tensione dei muscoli. Sono i muscoli direttamente o indirettamente in rapporto col lato sinistro del midollo allungato (nel segmento acustico) quelli che manifestano una diminuzione di tensione dopo la distruzione dell'organo uditivo sinistro.

Per conseguenza il lato sinistro del midollo allungato è in rapporto coi muscoli elevatori dell'occhio sinistro e coi muscoli abbassatori di quello destro, nonchè con gli abbassatori della pinna pettorale sinistra e con gli elevatori della destra. Se partiamo dal-

l'idea, che tutti i muscoli d'un occhio o d'una pinna formino un sol tutto, vediamo esservi una specie di semidecussazione. Ma probabilmente non i soli muscoli delle pinne subiscono cambiamenti di tensione, bensì anche quelli della colonna vertebrale.

Se i muscoli simmetrici degli organi della locomozione posseggono diversa tensione, i soliti stimoli che determinano la locomozione debbono naturalmente produrre movimenti asimmetrici. Quando i muscoli abbassatori prendono il disopra nella pinna pettorale destra e gli elevatori nella sinistra, l'animale, adoperando queste pinne, si troverà sotto la spinta di una coppia di forze che deve produrre un movimento rotatorio intorno all'asse longitudinale del corpo verso sinistra. Finchè l'animale nuota lentamente, i movimenti di rotazione non avvengono, perchè sono compensati; l'attrito del corpo nell'acqua basterà a distruggere un piccolo moto rotatorio. Ma se l'animale cerca di nuotare rapidamente, cioè se è eccitato, esso comincia a rotare. Questi movimenti di rotazione sono detti *movimenti coatti*, con espressione non molto felice. Movimenti identici sono stati osservati nei Cani e nei Conigli dopo operazioni che ledono un sol lato del midollo allungato.

Se un Pesce, che si muove in avanti per mezzo dei movimenti bilaterali della coda, gira a destra, la

coda si muoverà con maggior forza verso destra che non verso sinistra. Questo movimento asimmetrico potrebbe rendersi permanente se si riescisse a indebolire i muscoli del lato sinistro della colonna vertebrale. Ciò accade infatti quando vien distrutto il segmento acustico di destra del midollo allungato. Il pesce si muove in circolo verso destra. Si ottengono anche movimenti di maneggio verso destra distruggendo la parte ventrale del lobo ottico sinistro. Da questi fatti si deduce, che le fibre debbono passare dalla parte ventrale del lobo ottico sinistro al segmento acustico destro del midollo allungato. Dopo una siffatta operazione si manifesta talora un aumento nella tensione dei muscoli scheletrici; onde il pesce può rimanere a permanenza curvo senza potersi più raddrizzare 1). In tal caso il pesce non può più nuotare diritto all'innanzi. Per solito la differenza di tensione dei muscoli dei due lati non è tuttavia così considerevole, e allora i movimenti di maneggio si mostrano solo spasmodicamente, per esempio quando l'animale è eccitato.

Il taglio unilaterale del midollo spinale e di quello

1) Se un pesce in queste condizioni vien decapitato, la curvatura persiste, e può persistere anche dopo la morte. Si tratta d'un cambiamento *organico* prodotto nei muscoli dall'operazione.

allungato dietro al segmento acustico non produce movimenti coatti (2 e 3). D'altra parte i movimenti di rotazione e di maneggio possono verificarsi in seguito a una lesione del cervello all'innanzi di detto segmento, sempre che s'incontrino punti che sono direttamente, o indirettamente, in rapporto col segmento acustico. Ciò accade, per esempio, in seguito a una lesione unilaterale del ponte o degli emisferi cerebrali nei Conigli e nei Cani. In questi due animali i movimenti di maneggio compaiono dopo la distruzione d'un emisfero cerebrale; nel Coniglio verso il lato sano, nel Cane verso il lato operato. Tutti i fatti tendono a dimostrare che le decussazioni parziali avvengono in prossimità del segmento acustico e non più in giù. Nell'uomo, per quel che m'è noto, non si è mai osservato il movimento di maneggio; ciò dipende, forse, dalla sua stazione eretta. Sarebbe interessante di far camminare le persone colpite da certe infermità (p. esempio, da malattie dell'orecchio interno) a quattro piedi (a occhi chiusi) e vedere se si manifestano movimenti di maneggio.

Come già s'è detto, è ben noto che negli Artropodi, in seguito alla distruzione d'una metà del ganglio sopraesofageo, *possono* manifestarsi movimenti di maneggio. Che essi non occorrano necessariamente fu dimostrato da Miss Hyde e anche dal Bethe (4 e 5).

Secondo le ricerche di quest'ultimo autore, i movimenti di maneggio negl'Invertebrati sono provocati da disturbi molto diversi della tensione muscolare. Basta spesso un'alterazione della tensione muscolare delle appendici d' un lato, mentre l' altro lato è apparentemente normale. Nei Crostacei possono anche accidentalmente avvenire cambiamenti di posizione associati delle estremità in seguito alla distruzione d'una metà del ganglio sopraesofageo. Nei Cefalopodi v. Uexküll ha osservato movimenti coatti in seguito a lesione dell'organo uditivo d'un lato. La fig. 36 mostra il predominio dei flessori delle gambe sugli estensori nel lato sinistro del corpo d' un Limulus. In questo animale era stata di-

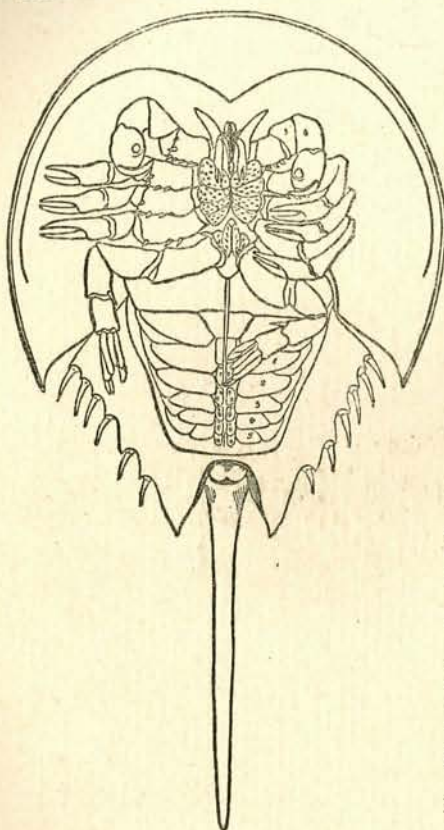



FIG. 36.

strutta la metà destra del cervello, e si osservavano movimenti di maneggio a sinistra.

Lo Steiner ha fatto una strana applicazione del fenomeno dei movimenti coatti. Egli suppone che la capacità a muoversi allo innanzi sia una « funzione » specifica del cervello e ha creduto possibile di decidere, in base a questo criterio, se un ganglio d'un animale inferiore debba oppur no chiamarsi cervello. I fatti della fisiologia comparata non sono favorevoli a questo modo di vedere. Movimenti spontanei allo innanzi esistono negl'Infusorii, che non hanno sistema nervoso, e anche in organismi vegetali, per esempio nelle spore ciliate delle Alghe.

Un principio importante d'epistemologia fisiologica vuole che un fenomeno, il quale si manifesta generalmente, non possa essere funzione *specifica* d'un organo, che alcune forme soltanto posseggono. Lo Steiner trovò ben presto un fatto che gli fece vedere come la sua teoria fosse erronea, il fatto, cioè, che uno Squalo decapitato continua a nuotare nella sua vasca. Schrader aveva similmente trovato che la Rana senza cervello può tuttavia camminare allo innanzi spontaneamente. Lo Steiner asserisce inoltre che « il cervello può definirsi come il centro generale del movimento in rapporto con l'azione di almeno uno dei nervi di senso più elevati ». « Oltre alla sua

grande semplicità, questa definizione ha anche un altro vantaggio; essa è cioè messa alla prova da un solo esperimento, dappoichè dei due elementi, su cui si fonda la definizione, uno è sempre dato anatomicamente, cioè il nervo di senso superiore, la cui presenza attesta anche la sua funzione. L'esperimento necessario è quello che deve provare che, oltre all'apparecchio di senso, esiste anche il centro generale del movimento. La prova è completa se l'asportazione d'una metà della parte nervosa centrale fa cambiare la direzione dei movimenti degli animali producendo un movimento di maneggio, generalmente conosciuto col nome di movimento coatto, che si sostituisce al movimento rettilineo allo innanzi » (Steiner). Anche questa idea è falsa e conduce facilmente a un assurdo. La distruzione unilaterale degli emisferi cerebrali nell'uomo non produce movimenti coatti. Sicchè, secondo lo Steiner, gli emisferi cerebrali non apparterrebbero al cervello. Inoltre, secondo lo Steiner, l'orecchio dovrebb'essere un cervello. Una lesione unilaterale dell'organo dell'udito produce infatti movimenti coatti in molti animali, e, inoltre, il nervo acustico è un nervo di senso superiore.

Ho fatto qui menzione di questo soggetto, perchè esso è un esempio tipico delle conseguenze di certi giuochi di parole nella fisiologia. Non è nostro com-

pito di trovare una definizione della parola *cervello*, ma di acquistare nozioni sulle funzioni del sistema nervoso centrale. Il nome da dare alle varie parti del sistema nervoso centrale è questione del tutto secondaria.

A proposito delle cose qui dette, desidero richiamare l'attenzione sugli ultimi esperimenti dello Sherrington e di H. E. Hering, dai quali sembra derivare il fatto che l'innervazione d'un muscolo porta come fatto simultaneo il rilasciamento del suo antagonista.

Bibliografia.

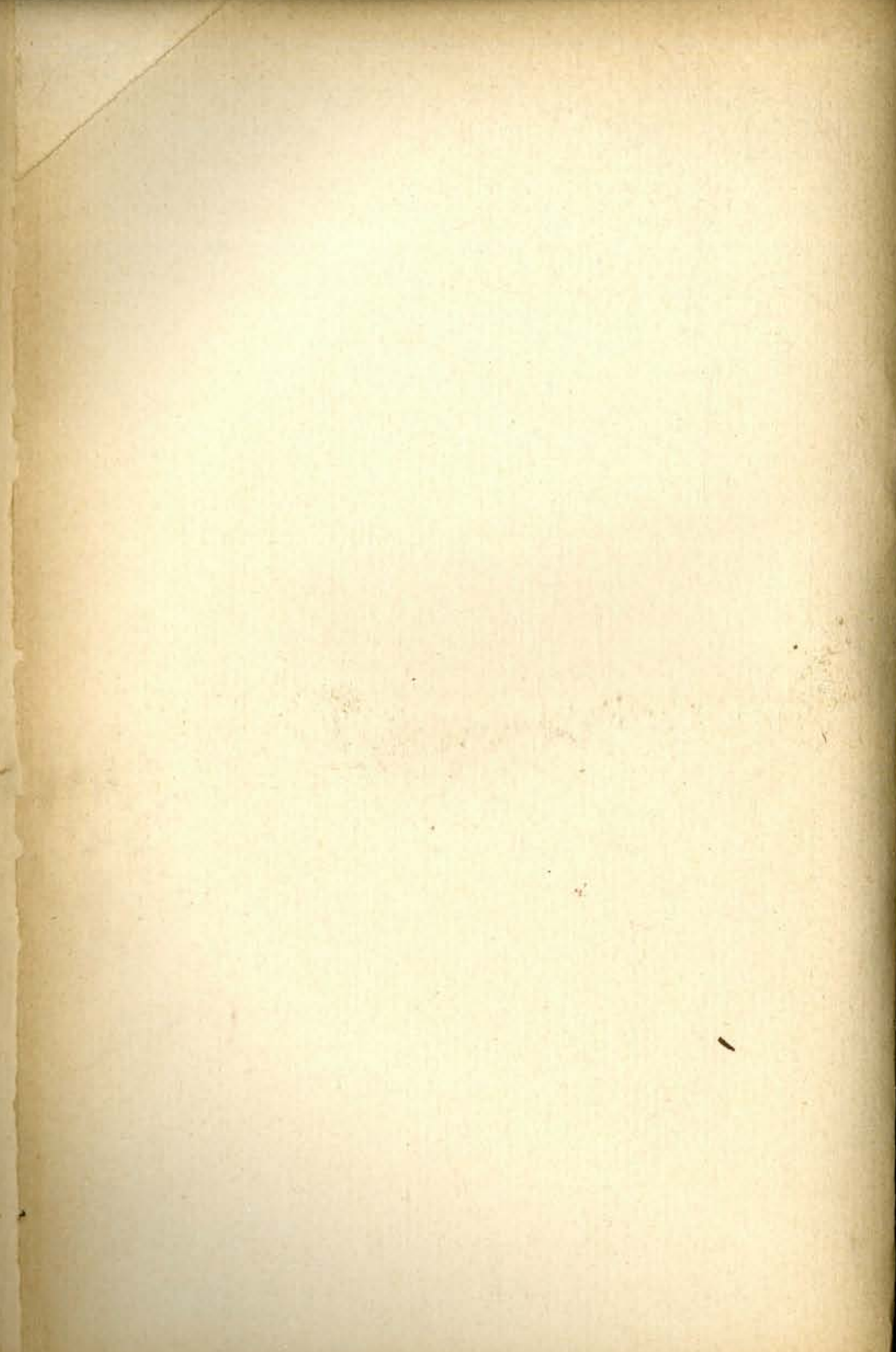
1. Loeb J. *Ueber Geotropismus bei Thieren*. In *Pflüger's Archiv*, Bd. XLIX., 1891.

2. Loeb J. *Ueber den Antheil des Hörnerven an den nach Gehirnverletzung auftretenden Zwangsbewegungen, Zwangslagen und associirten Stellungsänderungen der Bulbi und Extremitäten*. In *Pflüger's Archiv*, Bd. L., 1891.

3. Steiner. *Die Functionen des Centralnervensystems und ihre Phylogenese*. II. Die Fische. Braunschweig, 1888.

4. Bethe, A. *Vergleichende Untersuchungen über die Functionen des Centralnervensystems der Artropoden*. In *Pflüger's Archiv*, Bd. LXVIII., 1897.

5. Bethe, A. *Das Centralnervensystem von Carcinus mænas*. II. Mittheil. In *Arch. f. mikroskop. Anatomie*, Bd. L., 1897.

6. Steiner, J. *Die Functionen des Centralnervensystems wirbelloser Thiere*. In *Sitzungsberichte der Berliner Akademie der Wissenschaften*, 1890, I S., 39.

CAPITOLO XI.

RAPPORTI FRA L'ORIENTAZIONE E LA FUNZIONE DI CERTI ELEMENTI DEI GANGLII SEGMENTALI.

Alcune ricerche, fatte dal Garrey e da me, dimostrarono che, se si fa passare una corrente continua in una vaschetta in cui sono delle larve di Ambly-

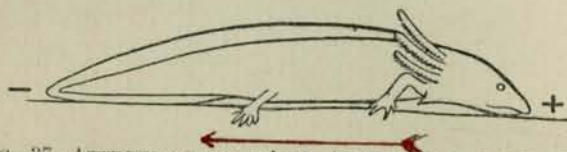



Fig. 37. Atteggiamento d'un Amblystoma sotto l'azione d'una corrente galvanica che passa dal capo alla coda.

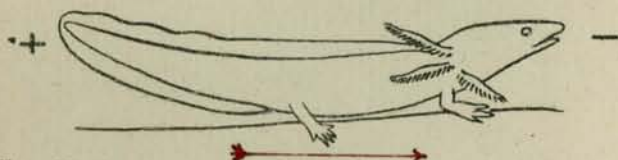



Fig. 38. Atteggiamento d'un Amblystoma quando la corrente galvanica passa dalla coda al capo.

stoma, si osservano certi particolari cambiamenti nell' atteggiamento di questi animali (1). Se la corrente passa attraverso le larve longitudinalmente dal capo verso la coda (fig. 37), il dorso diviene convesso e la faccia ventrale concava. Questo cambiamento di

posizione è dovuto ai muscoli della faccia ventrale (muscoli flessori della colonna vertebrale), che acquistano una tensione maggiore di quelli dorsali (gli estensori della colonna vertebrale) in seguito al passaggio della corrente. Invece, se la corrente segue il cammino inverso, attraversando l'animale dalla coda al capo , tanto il capo quanto la coda si alzano (fig. 38). Il corpo diventa più concavo sul dorso e convesso nella faccia ventrale. Gli estensori della colonna spinale acquistano una tensione maggiore rispetto ai muscoli ventrali; si manifesta un notevole opistotono. Per mostrare chiaramente il fenomeno, l'animale dev'essere portato gradatamente nella corrente. Se continuiamo ad aumentare l'intensità della corrente , vedremo cambiamenti di posizione anche nelle gambe. I cambiamenti nelle gambe posteriori possono descriversi più facilmente di quelli delle gambe anteriori. Se la corrente passa dal capo alla coda, le gambe posteriori sono rivolte indietro (fig. 37) e rendono più facile il movimento in avanti (verso l'anodo). Se la corrente passa dalla coda alla testa, le gambe posteriori sono rivolte in avanti (fig. 38), facilitando il movimento all'indietro (verso l' anodo). Come possono spiegarsi questi fenomeni? La corrente ha due effetti. Essa si propaga per mezzo di ioni. Dovunque il cammino dei ioni è bloccato nel

sistema nervoso centrale, avverrà una maggior concentrazione di essi, la quale determinerà cambiamenti chimici dei colloidi. Il cammino dei ioni può essere ostacolato da membrane semipermeabili al limite esterno dei neuroni, o in qualche posto all'interno di quelli. Dovunque si accumulano anioni, si avranno certi effetti (anelettrotono); dovunque si accumulano cationi, effetti diversi (catelettrotono). L'azione dei varii ioni sugli elementi nervosi è ancora ignota. L'altro effetto della corrente può consistere nella migrazione di certi colloidi in una direzione e dell'acqua nella direzione opposta.

Se nelle larve d'Amblystoma predomina la tensione dei flessori della colonna vertebrale in una corrente discendente (dal capo alla coda), e la tensione degli estensori predomina nella corrente ascendente, ciò vuol dire che *gli elementi nervosi dei flessori e degli estensori appartenenti al sistema nervoso centrale, sui quali agiscono i ioni, hanno una orientazione opposta*. Il Maxwell ed io abbiamo svolte idee anche più precise sulla orientazione di quegli elementi, ma, per ora, tali particolari non hanno grande importanza. Voglio soltanto osservare, che l'orientazione relativa di detti elementi dev'essere la stessa in ogni segmento del midollo spinale; perchè quando il midollo spinale delle larve d'Amblystoma viene in-

terrotto da un taglio, o l'intero animale vien tagliato in più pezzi, gli effetti della corrente rimangono gli stessi. Dopo la pubblicazione dell'articolo succennato, m'è occorso vedere che i Gamberi (in questi esperimenti mi servii d'individui giovani e piccoli) si comportano verso la corrente come le larve d'Amblystoma.

Se il piano mediano del Gambero è nella direzione delle linee della corrente (che sono, in questo esperimento, tutte diritte e parallele) e il capo è rivolto verso l'anodo, i flessori del corpo si contraggono e il Gambero si arrotola su sè stesso ad anello, semprechè l'intensità della corrente sia quella voluta; il dorso è convesso, il ventre concavo. Ma se la corrente passa dalla coda al capo, il dorso diviene perfettamente diritto, poichè gli estensori si contraggono al massimo grado 1). Il dorso non può divenir concavo perchè l'esoscheletro non lo permette. Sicchè nel corpo del Gambero gli elementi motori degli estensori e dei flessori, sui quali agisce la corrente, debbono avere la stessa orientazione che essi hanno nel corpo di un Vertebrato. E questo è vero non soltanto per i fles-

1) In questo esperimento è necessario aumentare molto lentamente l'intensità della corrente.

sori e per gli estensori del corpo, ma generalmente, come vedremo subito.

Abbiamo già menzionato il fatto, che una corrente costante, che passa attraverso una larva d' Amblystoma in direzione longitudinale, modifica non soltanto la tensione dei flessori e degli estensori del corpo, ma anche quella dei muscoli delle estremità. E in questi la tensione è cambiata in maniera da rendere, come fu detto, facile il movimento verso l' anodo, difficile quello verso il catodo. Se, per esempio, la corrente passa attraverso l'animale dal capo verso la coda, le gambe posteriori si portano all'indietro e la posizione di quelle anteriori cambia corrispondentemente, così da rendere facile il movimento in avanti e difficile quello a ritroso. Ma se la corrente passa dalla coda al capo, le gambe posteriori si volgono in avanti e le anteriori si dispongono anche così da permettere all'animale di retrocedere facilmente ma da rendere malagevole il moto in avanti. Di fatti si vede, che se, mentre passa la corrente, gli animali cercano di muoversi in qualsiasi direzione, essi vanno verso l'anodo 1).

---

1) Questo spiega gli affollamenti galvanotropici osservati da Hermann, Blasius e Schweitzer, e altri.

Da questo fatto consegue che, per l' apparecchio nervoso dei movimenti locomotori dell'Amblystoma, deve esistere uno stretto rapporto fra l'orientazione degli elementi determinanti dei nervi motori e la loro funzione ; infatti gli elementi nervosi che provocano i movimenti in avanti debbono avere, rispetto all'asse longitudinale dell'animale, un' orientazione opposta a quella degli elementi che producono i movimenti indietro. Garrey ed io abbiamo fatto rilevare che le osservazioni di Blasius e Schweitzer provano che altri Vertebrati, come per esempio le piccole Anguille, si comportano come l'Amblystoma.

Lo stesso vale anche per i Gamberetti. Quest' ultima affermazione è fondata sopra una serie d'esperimenti fatti dal Maxwell e da me stesso (2), principalmente sul gamberetto Palaemonetes. Questo crostaceo si serve per camminare del terzo, quarto e quinto paio di piedi. Il terzo paio di piedi inizia il movimento in avanti , il quinto spinge il corpo. Il quarto paio si comporta in generale come il quinto e non merita di essere considerato particolarmente. Se si fa passare una corrente attraverso l'animale in senso longitudinale dal capo verso la coda, aumentandone gradatamente l'intensità, avviene ben presto un cambiamento nelle posizioni delle gambe. Nel terzo paio predomina la tensione dei flessori, nel quinto quella

degli estensori. L' animale può così muoversi facilmente, tirato innanzi dal terzo paio e spinto dal quinto; in altri termini, la corrente cambia la tensione dei muscoli in maniera da render facile il movimento in avanti e difficile quello nel senso opposto, favorendo il cammino verso l'anodo e ostacolando quello verso il catodo. Se la corrente si fa passare in direzione opposta, cioè dalla coda verso il capo, il terzo paio di gambe si distenderà e il quinto si fletterà; cioè il terzo paio spingerà il corpo e il quinto lo tirerà, onde l'animale si muoverà facilmente a ritroso e difficilmente allo innanzi. Vediamo qui ancora una volta che gli elementi nervosi del sistema nervoso centrale, i quali determinano i movimenti progressivi, hanno un'orientazione opposta, rispetto all'asse longitudinale del corpo, a quelli che determinano i movimenti regressivi. Ma possiamo estendere anche maggiormente la portata di questa legge.

Il Palaemonetes non soltanto può camminare: esso è anche buon nuotatore, capace di nuotare all'innanzi e all' indietro. Quando nuota all' innanzi, le appendici natatorie, tra cui va noverata la pinna codale, battono l'acqua fortemente da avanti indietro e lievemente da dietro in avanti; quando l'animale nuota a ritroso avviene il movimento opposto. Se si fa passare la corrente attraverso un Palaemonetes dal

capo verso la coda 1), le natatoie e la coda sono distese all'indietro, ossia dorsalmente, al massimo della loro distensione. Ciò dimostra che la tensione dei muscoli che tirano indietro quegli organi è maggiore di quella dei loro antagonisti. Così il Gamberetto può nuotare all'innanzi verso l' anodo molto facilmente, sotto l'influenza di detta corrente, ma trova difficoltà a nuotare a ritroso. Se la corrente passa in direzione opposta (dalla coda verso il capo), la coda e le appendici ventrali saranno, invece, rivolte all'innanzi. Predomina ora la tensione e lo sviluppo d' energia in quei muscoli che fanno muovere le natatoie allo innanzi, sicchè l' animale può facilmente nuotare a ritroso mentre gli riesce impossibile o per lo meno difficile di nuotare allo innanzi. Gli elementi nervosi, che determinano i movimenti progressivi di nuoto, debbono dunque avere, rispetto all'asse longitudinale del corpo, la medesima orientazione di quelli che fanno camminare il Gamberetto all'innanzi, mentre gli elementi nervosi, che determinano il nuoto a ritroso, hanno un' orientazione opposta.

Resta a considerare il fatto che il Palaemonetes,

---

1) La pinna codale si comporta verso la corrente come le natatoie addominali e non come il corpo. Di ciò va tenuto conto negli esperimenti galvanotropici.

come molti altri Crostacei, può muoversi anche di lato. Questo movimento è prodotto da trazione esercitata dalle gambe del lato verso cui l'animale si muove (contrazione dei flessori) e spinta delle gambe del lato opposto (contrazione degli estensori). Se si fa passare una corrente trasversalmente al corpo dell'animale, poniamo da destra a sinistra, le gambe di destra prendono la posizione di flessione, quelle di sinistra la posizione di estensione. Nelle gambe di destra, i flessori producono maggior quantità d'energia, in quelle di sinistra, gli estensori. La corrente trasversale favorisce il movimento dell'animale a destra verso l'anodo e ostacola il suo movimento dal lato opposto verso il catodo. Adunque gli elementi nervosi che producono il movimento laterale del Gamberetto verso destra debbono essere orientati rispetto all'asse longitudinale del corpo, in direzione opposta di quelli che producono il movimento laterale verso sinistra.

Maxwell ed io abbiamo tentato di dare un quadro della disposizione di quegli elementi nell'ipotesi che essi siano neuroni di moto. Ma non vi è, peraltro, nessuna ragione per considerare la cellula ganglionare *in toto* come il punto d'azione dell'effetto chimico dei ioni messi in libertà. Ciò può supporsi di qualunque elemento all'interno delle cellule ganglionari o anche della fibra stessa; non è neanche ne-

cessario che questo elemento abbia particolari caratteri istologici. I fenomeni della vita sono determinati da condizioni fisiche e chimiche, che non sono di pertinenza dell'istologia. Ma come che sia, è certo che *gli elementi determinanti del sistema nervoso centrale, la cui attività produce i movimenti del corpo, hanno una orientazione fissa nel corpo stesso, la quale sta evidentemente in un rapporto semplice con la direzione del movimento prodotto.*

L'idea d' un tale semplice rapporto fra l' orientazione degli elementi nervosi e la direzione del movimento da essi prodotto non è più strana dei fatti che si osservano quando si stimola il canale orizzontale del labirinto membranoso. Se si tocca leggermente questo canale, si manifestano movimenti degli occhi o del capo nel piano di detto canale. In questo caso si tratta d'un rapporto semplice fra l'orientazione del canale e il piano in cui si muovono gli organi o il corpo intero dell'animale. Questo fatto è altrettanto misterioso quanto i fatti d' ordine più generale menzionati in questo capitolo.

Ed è in questi fatti che a me pare si possa trovare la spiegazione della peculiare relazione esistente fra il canale semicircolare orizzontale e i movimenti prodotti dalla sua stimolazione.

Le terminazioni centrali del nervo del canale oriz-

zontale potrebbero essere in connessione con gli elementi motori del midollo allungato la cui attività produce i movimenti nel piano del canale orizzontale. Quando il Flourens fece i suoi esperimenti sui canali semicircolari trovò che vi era una notevole rassomiglianza tra gli effetti della distruzione dei canali e il taglio dei peduncoli cerebellari. Egli giunse alla conchiusione che dev'esserci un rapporto semplice fra la direzione delle fibre dei peduncoli cerebellari e il movimento prodotto da essi (3). Le sue osservazioni non sono completamente giuste: tuttavia, con qualche modificazione, la sua idea fondamentale corrisponde al vero. Il capitolo seguente, che tratta del cervelletto, ci darà più ampie informazioni sulle sue osservazioni.

Diventa così, possibile di concepire come avvenga che uno stesso stimolo ottico o la stessa percezione spaziale, può dirigere i nostri occhi verso un certo punto, farci girare la testa in quella direzione, guidarvi le nostre dita, o mettere in moto le nostre gambe in maniera che il nostro corpo arrivi in quel luogo. *È possibile che gli elementi del sistema nervoso centrale che divengono attivi, per tal modo abbiano tutti la stessa orientazione in ciascun segmento, e che quel che noi diciamo innervazione sia un processo in cui l'orientazione degli elementi entra in gioco.* L'effetto

della corrente elettrica potrebbe servire come esempio d'un tale processo. Questo problema della fisiologia dei movimenti coordinati, cui ora accenniamo, mi è sempre sembrato il più misterioso di tutta la fisiologia del sistema nervoso centrale; e credo che la via da me indicata per arrivare a una soluzione semplice meriti di essere presa in considerazione.

Tutta l'interpetrazione può facilmente subordinarsi al concetto segmentale del sistema nervoso centrale. I movimenti degli occhi, del capo, delle braccia e delle gambe dipendono da altrettanti ganglii segmentali. Ciascuno di questi ganglii ha qualche carattere in comune con qualsiasi altro ganglio, per esempio l'orientazione e la disposizione degli elementi (neuroni ?). Se un processo tale, da poter stimolare soltanto elementi orientati in una certa direzione in ogni ganglio, si diffonde attraverso i ganglii segmentali, esso deve produrre un movimento nella medesima direzione nelle appendici di ciascun segmento. Viene eliminata così la necessità d'immaginare rapporti artificiali dei neuroni, tali da produrre una serie di movimenti coordinati in diverse estremità e diversi segmenti.

Se però ci domandiamo la ragione di questo rapporto semplice fra l'orientazione degli elementi nervosi motori e il movimento, o il movimento progres-

sivo prodotto da essi, dobbiamo di nuovo ricercarla nei semplici rapporti segmentali della prima formazione embrionale, i quali si conservano meglio nel sistema nervoso centrale che non nei muscoli. Il problema che qui ci si presenta è, in ultima analisi, un problema embriologico.

Bibliografia.

1. Loeb, J., e Walter E. Garrey. *Zur Theorie des Galvanotropismus*. II. Mittheilung. *Versuche an Wirbelthieren*. In *Pflüger's Archiv*, Bd. LXV, 1896.

2. Loeb, J., e S. S. Maxwell. *Zur Theorie des Galvanotropismus*. In *Pflüger's Archiv*, Bd. LXIII, 1896.

3. Flourens, P. *Fonctions du Système nerveux*. Paris, 1842.

CAPITOLO XII.

ESPERIMENTI SUL CERVELLETTO.

Gli esperimenti sul cervelletto confermano fino a un certo punto le osservazioni menzionate nel capitolo precedente.

Il cervelletto, come gli emisferi cerebrali, è un organo che chiaramente manifesta una ineguaglianza di accrescimento. Ambedue le formazioni possono essere considerate come evaginazioni e appendici del sistema nervoso segmentale. Il cervelletto è unito al sistema nervoso centrale mediante tre peduncoli, i « crura cerebelli ad medullam oblongatam », i « crura cerebelli ad pontem », e i « crura cerebelli ad corpora quadrigemina ». Questi ultimi si estendono in avanti quasi in linea retta, i primi si portano indietro, e i peduncoli che vanno al ponte stanno ad angolo retto con entrambi. Magendie scoprì il fatto, confermato dal Flourens, che la lesione di questi tratti, così caratteristicamente orientati rispetto agli assi principali del corpo, produce movimenti « coatti » la cui direzione ha un rapporto semplice con l'orientazione del

peduncolo reciso. Se si taglia un peduncolo del ponte da un lato, l'animale gira intorno al proprio asse longitudinale. Se si tagliano i peduncoli diretti in avanti, l'animale si spinge allo innanzi con grande veemenza; se si tagliano i peduncoli cerebellari che vanno al midollo allungato, l'animale cammina a ritroso o mostra una tendenza a far capovolte all' indietro. « La direction des mouvements produits par la section des fibres de l'encéphale est donc toujours déterminée par la direction de ces fibres » (Flourens).

Flourens rilevò l'analogia di questi fenomeni con quelli osservati da lui in seguito a lesione dei canali semicircolari. L' analogia , peraltro , non è proprio tale qual'egli dice. Egli paragona l'effetto del taglio unilaterale del ponte con quello del taglio d'un canale orizzontale; il che non è esatto. Per quanto io sappià, quest'ultima lesione non produce movimento rotatorio intorno all'asse longitudinale in nessun animale. Invece la distruzione dell'intero organo uditivo determina, probabilmente in moltissimi casi, i movimenti rotatorii. Flourens asserisce inoltre che, in seguito alla distruzione dei canali semicircolari anteriori, un animale fa capovolte in avanti e, in seguito a distruzione dei posteriori, capovolte all'indietro. Il Flourens suppone che i nervi dei tre canali si continuino nei corrispondenti peduncoli cerebellari, e che

questa origine dei nervi sia causa dei fenomeni consecutivi alla lesione dei singoli canali semicircolari (3). Ma probabilmente non è così, dappoichè il nervo acustico termina nel midollo allungato. È tuttavia possibile che il cervelletto sia in rapporto con i medesimi elementi motori del midollo allungato con cui è in rapporto il nervo acustico. Il cervelletto assumerebbe così il significato d' un' appendice dei segmenti acustici.

Ciò si trova d'accordo con i risultati ottenuti dal Ferrier nei suoi esperimenti di stimolazione (1). Egli constatò, che la stimolazione delle varie parti del cervelletto determina movimenti associati degli occhi, e che la direzione del movimento cambia secondo la posiziome degli elettrodi. Anche il capo si muove nella stessa direzione degli occhi. Furono osservati anche movimenti degli arti, ma non si potè assodare se essi fossero oppur no associati con quelli del capo. Da ciò possiamo conchiudere che è possibile o probabile che i movimenti prodotti dalla stimolazione del cervelletto siano in certo modo in relazione coi movimenti prodotti dalla stimolazione o dalla lesione dei canali semicircolari, sol che gli esperimenti di stimolazione del cervelletto, spesso, secondo il Ferrier, non dànno alcun risultato.

L' estirpazione del cervelletto lascia intatte le

funzioni sensorie e psichiche dell'animale. Soltanto nei movimenti si manifestano caratteristiche anomalie descritte variamente da diversi autori. I movimenti degli animali ricordano alquanto quelli d'un ammalato del ballo di S. Vito, in ciò ch'essi non raggiungono lo scopo voluto e sono spesso esagerati. Perchè un cane, cui è stato leso il cervelletto, possa mangiare, bisogna mantenergli la testa nella scodella, altrimenti ogni sforzo fatto dall'animale, gli fa allontanar tanto il capo che esso non può prendere il cibo. Questo disturbo è specialmente accentuato subito dopo l'operazione e può scomparire più o meno completamente dopo un certo tempo. Simili disturbi si manifestano anche negli arti. L'animale spesso cammina barcollando come una persona intossicata, e incontra difficoltà nel mantenersi sulle proprie gambe. Tutti questi fatti indicano forse in ultima analisi una diminuzione della tensione dei muscoli scheletrici. I movimenti misurati dell' animale normale sono possibili soltanto se la tensione dei muscoli antagonisti è tale da impedire i movimenti eccessivi. Ma se i muscoli della colonna vertebrale sono rilasciati nel cane senza cervelletto, com'è stato asserito (e apparentemente con buone ragioni), ogni movimento potrà oltrepassare il limite voluto.

Secondo i risultati dei numerosi esperimenti del

Luciani, la debolezza o il rilasciamento dei muscoli sembra rappresentare il fattore più costante negli effetti delle operazioni sul cervelletto. Tuttavia i gruppi muscolari interessati sembrano variare con la posizione della parte del cervelletto distrutta. Flourens, che attribuiva speciali funzioni a ciascun segmento del cervello, sosteneva essere il cervelletto il centro di coordinazione generale, perchè le lesioni di esso hanno per conseguenza i disturbi suddetti. Ma il Luciani ha dimostrato (2) che alcuni cani, che avevano perduto il cervelletto, erano ancora capaci di eseguire movimenti coordinati di moto nell'acqua e anche movimenti ambulatorii coordinati. La debolezza di tutti o di certi gruppi muscolari può condurre a disturbi atassici, ma questi, in certi casi, possono essere lievissimi. Noi vediamo dunque che non è giusto considerare, secondo la teoria del Flourens, il cervelletto come organo di coordinazione. Può anche darsi che i disturbi osservati dopo le lesioni del cervelletto siano in parte dovuti agli effetti secondarii dell'operazione sul midollo allungato o sui corpi quadrigemini.

Quest'ultima interpetrazione è sostenuta dalla fisiologia comparata. Nei Pesci e nelle Rane, in cui gli effetti di *choc* sono leggeri, il cervelletto può venire asportato senza che si produca alcuna modificazione nel comportamento degli animali (Vulpian, Steiner).

Negli Squali, che hanno un cervelletto molto sviluppato, ho eseguito io stesso numerosi esperimenti di recisione e di estirpazione parziale e totale del cervelletto senza notare cambiamento di sorta nell'atteggiamento degli animali. In questo caso è proprio impossibile e irragionevole di sostenere l'esistenza d'una determinata « funzione » del cervelletto.

Considerando quel che s'è detto nel capitolo precedente e le osservazioni da discutersi più tardi intorno ai risultati di lesioni degli emisferi cerebrali, è forse opportuno di ricordare al lettore un' ipotesi fatta dal Magendie. Egli vide, che, dopo la lesione d'una data parte del midollo allungato, gli animali camminavano o volavano cautamente a ritroso, e, inoltre, che una lesione dei corpi striati provoca un impulso a correre in avanti. Egli osservò infine, movimenti di rotazione intorno al proprio asse longitudinale negli animali che avevano subìto una lesione unilaterale del ponte. A questo proposito egli nota: « Comme notre esprit a besoin de s'arreter à certaines images, je dirai qu'il existe dans le cerveau quatre impulsions spontanées ou quatre forces qui seraient placées aux extrémités de deux lignes, qui se couperaient à angle droit, l'une pousserait en avant, la deuxième en arrière, la troisième de droite à gauche en faisant rouler le corps, la quatrième de gauche à droite en faisant exécu-

ter un mouvement semblable de rotation. Dans les diverses expériences d'où je tire ces conséquences les animaux deviennent des espèces d'automates montés pour exécuter tels ou tels mouvements et incapables d'en produire aucun autre». Quest'ultima affermazione va troppo oltre, ma l'idea principale del Magendie merita maggior considerazione di quanta finora glie n' è stata accordata dai fisiologi. I fenomeni galvanotropici citati nel capitolo XI, dimostrano in maniera molto concludente che nei Crostacei e nei Vertebrati esiste un rapporto fra l' orientazione e la funzione di certi elementi motori, e un rapporto simile è indicato dagli esperimenti sul canale semicircolare orizzontale 1).

BIBLIOGRAFIA.

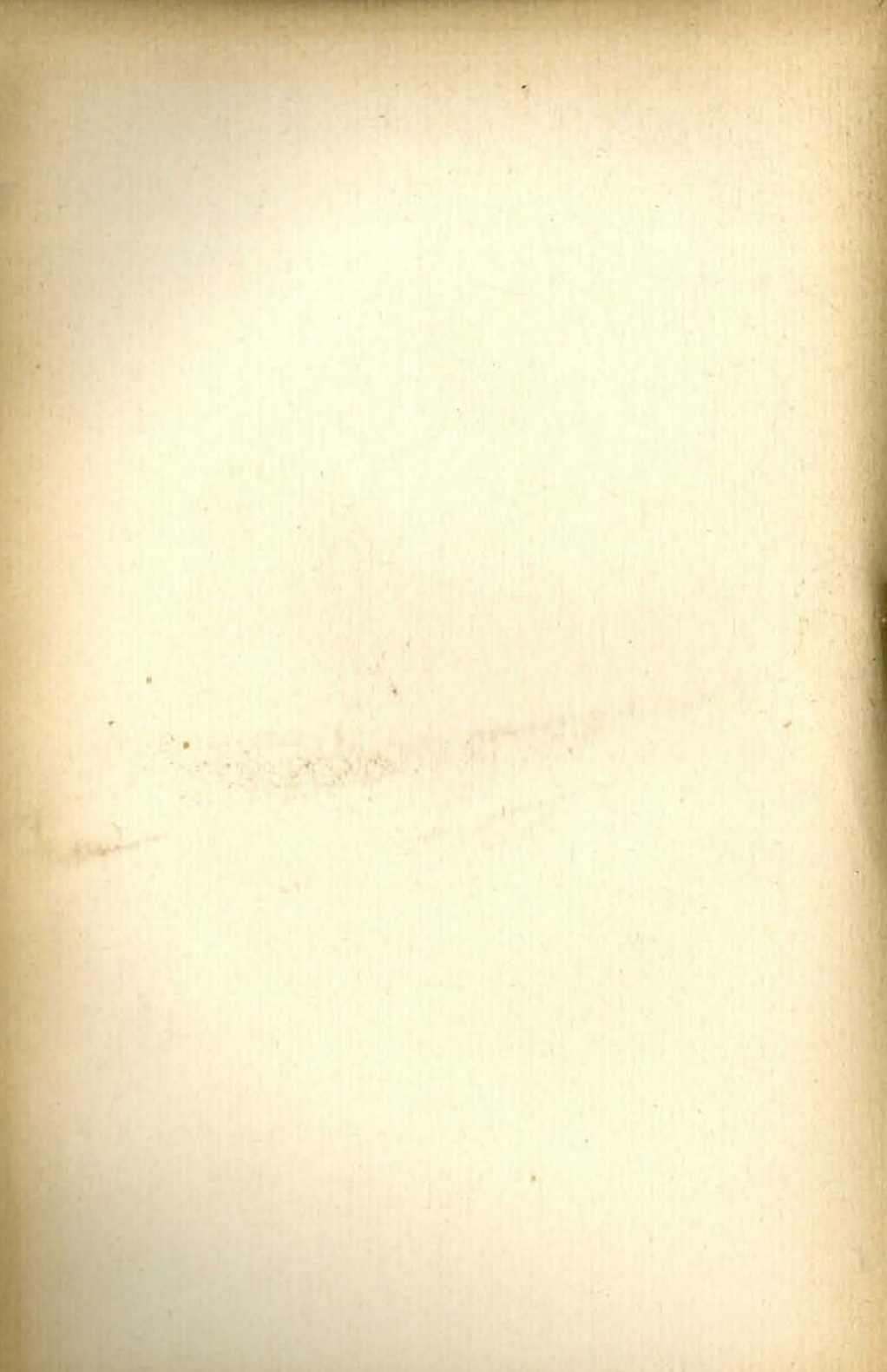
1. FERRIER. *The Functions of the Brain,* New York, 1886.

3. LUCIANI, LUIGI. *Das Kleinhirn,* Leipzig, 1893.

3. FLOURENS, P. *Fonctions du Système nerveux.* Paris, 1842.

4. LYON, E. P. *A Contribution to the Comparative Physiology of Compensatory Motions.* In *The American Journal of Physiology,* vol. III, 1900.

---

1) Il D.r Lyon ha dimostrato che soltanto la stimolazione del canale orizzontale dà luogo ai movimenti nel piano di esso canale, mentre con la stimolazione degli altri due canali non si ottiene nessun risultato analogo in maniera sicura (4).

CAPITOLO XIII.

SULLA TEORIA DEGL'ISTINTI ANIMALI.

1. La distinzione che si suol fare fra atti riflessi e atti istintivi è in gran parte convenzionale. In ambo i casi si tratta di reazioni a stimoli o condizioni esterne. Ma mentre si suol chiamare atto riflesso la reazione d'un singolo organo o d'un gruppo di organi a uno stimolo esterno, si parla d' istinti quando l' animale reagisce come un sol tutto. In questi casi le reazioni dell'animale, sebbene inconscie, sembrano spesso dirette a uno scopo determinato. Una mosca agisce istintivamente quando depone le ova sui corpi che servono di alimento alle larve che schiuderanno. Noi chiamiamo istintive le migrazioni periodiche degli animali, e diciamo che un istinto spinge certi animali a nascondersi in buchi e fessure dove essi sfuggono alle persecuzioni dei loro nemici. Ma la finalità degl' istinti non è un carattere sufficiente a farli distinguere dai riflessi, dappoichè anche molti riflessi sono utili, come, per esempio, il chiudersi delle palpebre quando la congiuntiva è toccata, o l'atto con cui una Rana

decapitata si asciuga la goccia d'acido acetico posta sulla sua pelle. D'altra parte non può dirsi che ogni atto istintivo abbia uno scopo utile, come, per esempio, quello della farfalla che si precipita nella fiamma.

In molti casi la maggior complicazione degli atti istintivi di fronte ai semplici riflessi è dovuta al fatto, che gli atti istintivi ci si presentano come una catena di riflessi, nella quale il primo riflesso diviene al tempo stesso causa determinante del secondo.

La presa dell'alimento nella Rana è un buon esempio di questo fatto. Il movimento della mosca determina un riflesso ottico, che si compie con l'acchiappare l'insetto. Il contatto di questo con la mucosa faringea determina un secondo riflesso, quello della deglutizione, che trasporta la mosca nell'esofago. Se veramente gl'istinti appartengono alla medesima classe dei processi dei riflessi, il loro rapporto col sistema nervoso centrale dovrebbe essere lo stesso. Abbiamo veduto, che, per quel che riguarda i riflessi, il sistema nervoso funziona semplicemente come un conduttore protoplasmatico tra la periferia (organi di senso) e i muscoli. Io credo si possa dimostrare che ciò è anche vero per gl'istinti. Per assodare questo punto dobbiamo accingerci a un'analisi degl' istinti.

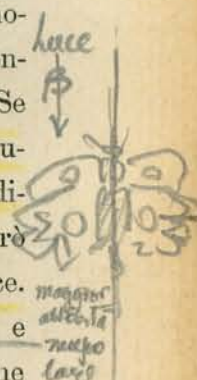
Analisi
degli istinti

Sceglieremo per quest' analisi alcuni casi d'istinti semplici dovuti a tropismi.

2. Abbiamo veduto che quando certi crostacei, per esempio i Palaemonetes, sono sottoposti all'azione di una corrente galvanica, avvengono nei muscoli delle appendici tali cambiamenti di tensione da rendere più facile il movimento verso l' anodo, più difficile quello verso il catodo. Se la corrente continua per un certo tempo, tutti gli animali si raccolgono al polo positivo. Se si osserva questo fenomeno senza analizzarlo attentamente, sembra come se questi Crostacei possedessero l'istinto di muoversi verso l'anodo, proprio come le farfalle hanno l'istinto di muoversi verso la fiamma. Il volo della farfalla nella fiamma è in realtà dovuto a un semplice tropismo, l'eliotropismo, che differisce dal galvanotropismo in ciò principalmente, che i raggi luminosi prendono il posto delle curve della corrente. È noto che certe piante esposte alla luce da un solo lato, come, per esempio, quando sono collocate presso una finestra, inclinano l'apice verso la finestra finchè esso si metta nella direzione dei raggi luminosi. Allora l'apice continua a crescere nella direzione dei raggi. A questa dipendenza della orientazione dalla luce si dà il nome d'eliotropismo. Diciamo positivo l'eliotropismo quando l'organo si volge

verso la sorgente luminosa, negativo, quando l'organo si piega in direzione opposta alla luce. Si ritiene generalmente che la luce in questi casi abbia un'azione chimica.

I rapporti di simmetria nelle piante e negli animali entrano per molto in questi fenomeni. Sceglieremo come esempio lo stelo d' un idroide, l'Eudendrium, che si lasci sviluppare presso una finestra. Io ho veduto che esso s'inchina verso la finestra come una pianta positivamente eliotropica nelle medesime condizioni. Il processo può descriversi nel modo seguente. La luce colpisce lo stelo dell'Eudendrium da un lato; ne segue una contrazione del protoplasma da quella parte, così che si manifesta quivi una maggior resistenza all' accrescimento in lunghezza. Per conseguenza lo stelo s'incurva e diviene concavo dalla parte esposta alla luce. Ma quando l' incurvamento è tale che lo stelo si trova nella direzione dei raggi luminosi, tutti gli elementi simmetrici sono colpiti dalla luce sotto un medesimo angolo. I punti simmetrici sono ora esposti a un'eguale intensità luminosa e cessa ogni motivo di cambiamento di direzione dello stelo; questo continua perciò a crescere nella direzione dei raggi luminosi. Gli elementi dotati di eliotropismo negativo, le radici, per esempio, differiscono da quelli positivamente eliotropici in ciò, che la luce produce

un rilasciamento del protoplasma. Così, quando la luce viene da un sol lato, la resistenza all'accrescimento da quel lato sarà minore che dal lato opposto e l'apice si allontanerà dalla sorgente luminosa incurvandosi. Ma appena l'apice si troverà nella direzione dei raggi luminosi e i punti simmetrici ne saranno tutti colpiti sotto lo stesso angolo, l'intensità della luce essendo eguale sui due lati, cessa la causa del cambiamento di direzione. Da molto tempo era noto che molti animali sono « attratti » dalla luce e vanno a gittarsi in una fiamma. Si riteneva questo un istinto particolare. Si diceva che quegli animali amavano la luce, che la curiosità ve li spingeva. In una serie di articoli, il primo dei quali apparve nel gennaio del 1888, dimostrai che tutti quegli atti sono semplici esempii di quei fenomeni già conosciuti nelle piante come eliotropismi. Fu possibile di dimostrare che l'eliotropismo degli animali corrisponde in tutto e per tutto a quello delle piante. Se una farfalla è colpita dalla luce da un lato, i muscoli che fanno volgere il capo verso la luce divengono più attivi di quelli del lato opposto, epperò l'animale è costretto a volgere la testa verso la luce. Non appena il capo ha preso questa orientazione e il piano mediano (o piano di simmetria) è in direzione dei raggi luminosi, i punti simmetrici della superficei

del corpo sono colpiti dai raggi luminosi sotto lo stesso angolo. L'intensità della luce è ora eguale sui due lati, e non vi è più alcun motivo perchè l'animale debba voltarsi verso destra o verso sinistra, allontanandosi dalla direzione dei raggi luminosi; epperò esso è trasportato verso la sorgente luminosa. Gli animali che si muovono rapidamente (come le farfalle) càpitano nella fiamma prima che il calore abbia avuto tempo di arrestare la loro corsa. Gli animali che si muovono più lentamente risentono l'aumentar del calore com'essi s'avvicinano alla fiamma, la temperatura elevata arresta il loro movimento progressivo, ed essi camminano o volano lentamente attorno alla fiamma. I raggi più fortemente refratti sono i più attivi per gli animali, come per le piante (1).

Noi vediamo dunque che l'« istinto » che attira gli animali verso la luce non è altro se non l'effetto chimico — e, indirettamente, l'effetto meccanico — della luce, un effetto simile a quello, che fa incurvare lo stelo d'una pianta posta presso una finestra verso la sorgente luminosa, o che costringe i Palaemonetes a raccogliersi all'anodo. La farfalla non vola nella fiamma per « curiosità », nè è attratta dalla luce; essa viene semplicemente *orientata* dall'azione della luce in maniera, che il suo piano mediano vien portato nella di-

rezione dei raggi e il capo rivolto verso la sorgente luminosa. Data quest' orientazione, i suoi movimenti progressivi debbono necessariamente portarla verso la sorgente luminosa.

Ed eccoci alla questione più importante di questo capitolo, al rapporto tra sistema nervoso centrale e istinti. Finchè fenomeni apparentemente così complessi come gl'istinti non vengono analizzati, ma considerati quali entità, si è facilmente portati a credere che essi dipendano da apparecchi nervosi misteriosissimi. Secondo la teoria dei centri, si potrebbe ammettere nella farfalla la presenza d'un «centro per volare nella fiamma» 1) e cercarne la localizzazione nel sistema nervoso centrale. Ma poichè l'atto di volare nella fiamma è un fenomeno di semplice eliotropismo positivo e l'eliotropismo positivo degli animali è identico all' eliotropismo positivo delle piante, una siffatta reazione deve dipendere da condizioni comuni *agli animali e alle piante*. Ora le piante non posseggono sistema nervoso centrale, epperò io credo che le reazioni elio-

---

1) Infatti lo Steiner cerca di «spiegare» il raddrizzarsi di una stella di mare ammettendo un «centro di raddrizzamento» nel sistema nervoso centrale. Egli non considera la possibilità che stimoli di contatto e tessuti periferici irritabili sieno sufficienti a determinare quella reazione e che i nervi agiscano soltanto come conduttori protoplasmatici fra la pelle e i muscoli.

tropiche degli animali non possono dipendere da apparecchi *specifici* del sistema nervoso centrale. È molto più probabile, che esse siano determinate da proprietà comuni agli animali e alle piante. Da quello che s'è detto più su, riesce facile di vedere quali siano queste proprietà: primamente, gli animali e le piante eliotropiche debbono possedere alla loro superficie una sostanza, che sotto l'azione della luce subisca un cambiamento chimico, il quale dev'essere tale da produrre cambiamenti nella tensione del tessuto contrattile. In secondo luogo, tanto gli animali che i vegetali eliotropici presentano una forma simmetrica e una distribuzione anche simmetrica dei punti irritabili. Questi due gruppi di condizioni determinano senza dubbio alcuno la reazione eliotropica. Ma qual parte piglia il sistema nervoso centrale in questo « istinto » della farfalla di volare verso la fiamma, o, come possiamo ora dire, nel suo eliotropismo? Io credo la partecipazione del sistema nervoso stia in questo soltanto, che esso contiene una serie di ganglii segmentali che stabiliscono le connessioni protoplasmatiche fra la pelle e i muscoli. Se distruggiamo il sistema nervoso centrale, le reazioni eliotropiche cessano in molti animali, ma semplicemente perchè viene così interrotta la continuità fra la pelle e gli occhi colpiti dalla luce e i muscoli. Sarebbe pertanto egual-

mente erroneo ammettere un centro specifico pel volo della farfalla verso la fiamma, che ammettere un centro specifico pel portarsi del Palaemonetes verso l'anodo.

3. Sceglieremo un altro istinto, quello comune a molti animali di insinuarsi nei buchi e nelle fessure. Questo « istinto » è prevalentissimo nel mondo animale, soprattutto fra gl'Insetti, i Vermi, ecc. Lo si dice un istinto di conservazione e si ritiene che, grazie ad esso, l'animale si sottragga ai suoi nemici. La teoria dei centri ammetterebbe un centro speciale per questo istinto, il quale invece è soltanto un altro esempio di semplice tropismo. Molte piante e molti animali sono costretti a orientare i propri corpi in un dato modo rispetto ai corpi solidi con cui essi vengono a contatto. A questa specie d'irritabilità ho dato il nome di stereotropismo. Come avviene per l'eliotropismo e per il geotropismo, anche lo stereopismo può essere positivo o negativo, e si manifestano anche degl'incurvamenti stereotropici. Ho veduto, per esempio, che quando una Tubularia si porta a contatto con un corpo solido, il polipo e l'apice in accrescimento si allontanano dal corpo mentre lo stolone vi aderisce. Il polipo è negativamente stereotropico e lo stolone positivamente stereotropico. Lo stereotropismo ha un funzione importantissima nei pro-

cessi dell'accoppiamento e nella formazione degli organi. La tendenza di molti animali a insinuarsi nelle fenditure e nei buchi non ha nulla a che vedere col desiderio di nascondersi, ma è dovuta soltanto alla necessità di mettere il proprio corpo da tutti i lati a contatto di corpi solidi. Ho potuto avere un esempio di questo fatto in una specie di farfalla, l'Amphipyra, che corre molto velocemente. Non appena essa è libera, la si vede correre in qua e in là finchè trovi un angolo o una fessura in cui possa nascondersi. Misi alcune di queste farfalle in una scatola, di cui una metà era coperta con un coperchio opaco, l'altra con una lastra di vetro. Sul fondo della scatola sparsi piccole lastrine di vetro poggiate su peducci, alte tanto dal fondo da permettere appena a un'Amphipyra di cacciarvisi sotto. Le farfalle si raccolsero sotto le lastrine di vetro, dove i loro corpi erano da ogni parte a contatto con corp solidi e non nell'angolo oscuro, dove sarebbero stat meglio nascoste ai nemici. Esse si comportarono in ta guisa anche quando erano esposte in pieno sole, quando tutta la scatola era oscura. La reazione i quest' ultimo caso non poteva dipendere se non d stimoli stereotropici. Lo stesso fenomeno può osservars nei vermi, per esempio nelle Nereis. Se si metton in una vaschetta con acqua di mare, in egual numer delle Nereis e dei tubi di vetro, si può esser cer

che, dopo un po' di tempo, si troverà un verme in ciascun tubo. Ciò avviene anche quando i tubi sono esposti ai raggi diretti del sole, che uccidono gli animali. Tale reazione è comune alle piante, agl'idroidi e agli animali provvisti di sistema nervoso centrale, epperò deve dipendere da circostanze che non hanno nessun diretto rapporto col sistema nervoso centrale; circostanze, che sembrano consistere in effetti chimici prodotti sulla pelle di quegli animali dal contatto di corpi solidi. Ecco un altro esempio in cui il sistema nervoso centrale funziona da semplice conduttore protoplasmatico. Sarebbe affatto inconcludente di ostinarsi a cercare in questi animali un « centro di ascondimento ». Ciò dimostrano anche gli esperimenti sui vermi tagliati a pezzi.

4. Prenderemo ora in esame qualche istinto più complicato. Mi è sempre sembrato una delle più grandi meraviglie della natura il fatto che in molte specie la femmina depone le ova nei luoghi dove le larve appena nate trovano l' alimento che loro conviene. La mosca depone le ova sulla carne in decomposizione, sul formaggio guasto, o simili, e di quelle sostanze le giovani larve si cibano. Spesso ho messo accanto gli uni agli altri, pezzetti di carne magra e pezzetti di grasso dello stesso animale, sul davanzale d' una finestra, ma le mosche mettevano sempre le

ova sulla carne e mai sul grasso. Cercai, inoltre di allevare alcune larve sul grasso, e, come era da aspettarsi, esse non crebbero, ma presto morirono. Fu possibile scoprire i meccanismi degl'istinti proprii delle madri, mediante esperimenti eseguiti sulle larve. Le larve ricevono la loro orientazione da certe sostanze che si diffondono da un centro, e questa orientazione avviene in maniera simile all'orientazione degli animali eliotropici per mezzo della luce. Il *centro di diffusione* prende il posto della *sorgente luminosa* e le *linee di diffusione* (quelle lungo cui le molecole si muovono) dal centro di diffusione nel mezzo (cioè l'aria) rappresentano i raggi luminosi. Gli effetti chimici delle molecole diffondentisi su dati elementi cutanei agiscono sulla tensione dei muscoli come i raggi luminosi agiscono sulla tensione muscolare negli animali eliotropici. L'orientarsi d'un organismo, rispetto a molecole che si diffondono, si dice chimiotropismo, e si dice positivamente chimiotropico un animale che è costretto a mettere il proprio asse di simmetria nella direzione delle linee di diffusione, volgendo il capo verso il centro di diffusione. Con questa orientazione ogni coppia di punti simmetrici della superficie del corpo vien incontrato dalle linee di diffusione sotto uno stesso angolo. Può facilmente dimostrarsi che le larve di mosca sono positivamente chimiotropiche verso

certe sostanze chimiche che si producono, per esempio, nella carne e nel cacio guasti, ma non nel grasso. Queste sostanze sono probabilmente composti azotati volatili. Le giovani larve sono probabilmente condotte da tali sostanze verso il centro di diffusione come la farfalla verso la fiamma. La femmina della mosca possiede per tali sostanze lo stesso chimiotropismo positivo proprio della larva, ed è, per conseguenza, condotta sulla carne. Quando la mosca si poggia sulla carne, sembra che essa venga sollecitata da stimoli chimici, che mettono in attività i muscoli degli organi genitali e le fanno deporre le ova. Può anche darsi che, quando la mosca è pronta a deporre le ova, si sviluppi in essa maggiormente il chimiotropismo positivo. Certa cosa è, che questi processi non sono dovuti nè ad esperienza, nè a volontà. Se ci domandiamo ora quel che sia necessario a produrre queste reazioni, potremo rispondere: in primo luogo, la presenza nella pelle, o in certe parti della pelle (organi di senso) dell'animale, d'una sostanza che venga alterata dalle sostanze volatili suddette, che si formano nella carne guasta in secondo luogo la simmetria bilaterale del corpo. Il sistema nervoso centrale non entra in gioco se non in quanto esso costituisce il ponte protoplasmatico per la trasmissione dello stimolo dalla pelle ai muscoli. Negli organismi in cui questa

trasmissione è possibile senza un sistema nervoso centrale, nelle piante, per esempio, ritroviamo le medesime reazioni.

5. Un altro esempio d'istinto di conservazione troviamo nei giovani bruchi di molte farfalle. Le larve della *Porthesia chysorrhœa* escono dall'ovo nell'autunno e nell'inverno, riunite in colonie entro un nido sugli alberi o sui cespugli. Il caldo sole primaverile le scaccia dai nidi e allora esse s'arrampicano su pei rami fino alle cime, dove trovano il primo alimento. Mangiate le tenere cime, esse vanno vagando finchè trovano nuove gemme o foglie, che nel frattempo si sono andate sviluppando numerose. È evidente che l'istinto che spinge queste larve a salire, appena svegliate dal sonno invernale, salva loro la vita. Se questo istinto non le guidasse, quelle che per avventura discendessero invece di salire morrebbero d'inedia. Qual funzione ha il sistema nervoso centrale in questo istinto ?

Io ho constatato, che i giovani bruchi della Porthesia vengono orientati dalla luce. Finchè non hanno mangiato essi sono positivamente eliotropici. Questo eliotropismo positivo li conduce alle cime dei rami dove essi trovano il loro alimento. Durante l'inverno essi s'irrigidiscono e non si muovono. Il tepore primaverile determina cambiamenti chimici nel loro corpo, i quali sono causa del movimento, la cui direzione è

determinata dalla luce. All'aria aperta, dove la luce diffusa colpisce l'animale da tutte le parti, ogni raggio luminoso può essere risoluto in una componente orizzontale e in una verticale. Le componenti orizzontali si elidono reciprocamente, e sussistono soltanto gli effetti delle componenti verticali; onde gli animali, grazie al loro eliotropismo positivo, sono costretti a salire fino alla cima d'un ramo, dove sono trattenuti dalla luce. Gli stimoli chimici trasmessi ai bruchi dalle giovani gemme producono i movimenti masticatorii. In questo istinto, necessario alla conservazione della vita, abbiamo un altro esempio di un semplice eliotropismo positivo e il sistema nervoso centrale funge soltanto da connessione protoplasmatica fra la pelle e il tessuto contrattile, connessione che, nelle piante, è fatta con egual successo dal protoplasma indifferenziato.

Abbiamo veduto, però, che gli stessi bruchi abbandonano le cime quando hanno mangiato e discendono. Perchè mai la luce non li trattiene a permanenza nei punti più alti? I miei esperimenti dimostrarono che questi bruchi, positivamente eliotropici finchè sono digiuni, quando hanno mangiato, perdono il loro eliotropismo positivo. Non è questo il solo esempio del genere, chè varii fatti mi hanno dimostrato l'influenza di cambiamenti chimici sulla irritabilità animale verso la luce. Possiamo supporre che la nutri-

zione porti alla distruzione delle sostanze contenute nella pelle dell'animale, le quali sono sensibili alla luce e dalle quali dipende l'eliotropismo, ovvero che il processo dell' alimentazione impedisca indirettamente gli effetti di dette sostanze.

6. L'analisi di altri istinti, per esempio degl'istinti migratori di certi animali, ci conduce ai medesimi risultati dell'analisi degl'istinti protettori. Questi istinti non sono funzioni di « centri » localizzati, ma di parti periferiche irritabili e della connessione fra queste e i muscoli, la quale viene appunto assicurata per mezzo del sistema nervoso centrale, che serve soltanto di tratto d'unione protoplasmatica. Sarebbe certo più interessante di scegliere come oggetto di discussione le migrazioni degli uccelli, ma riesce difficile fare in proposito esperimenti di laboratorio, e senza questi non è agevole ottenere risultati attendibili. Per questo motivo, mi sono servito di un'altra classe di migrazioni periodiche, cioè delle migrazioni batimetriche periodiche degli animali pelagici. Molti fra questi cominciano una migrazione verticale verso la superficie dell' oceano sul far della notte, mentre all' alba essi migrano in giù. È notevole il fatto che questi animali non oltrepassano mai nella loro discesa una profondità di quattrocento metri. Ciò fa supporre che la

luce sia l'agente direttivo di siffatte migrazioni batimetriche.

L'acqua assorbe la luce, e quanto più spesso è lo strato d'acqua, tanta più luce ne viene assorbita. Si è constatato che a una profondità di quattrocento metri una lastra fotografica non viene impressionata. Le mie ricerche mi hanno condotto ad assodare che gli animali semoventi, che vivono alla superficie dell'oceano, sono tutti dotati in permanenza o transitoriamente di eliotropismo positivo (e spesso, anche, di geotropismo negativo). Quelli fra essi che fanno le migrazioni batimetriche quotidiane testè dette posseggono qualche altra particolarità che potremo intendere soltanto se entriamo un poco più addentro nella teoria dell'eliotropismo animale. Abbiamo già detto esservi un eliotropismo negativo come ve n'è uno positivo; gli animali a eliotropismo negativo dispongono il loro piano mediano nella direzione dei raggi luminosi, ma volgono il loro polo aborale verso la sorgente di luce. La differenza nel comportamento degli animali a eliotropismo negativo rispetto a quelli positivamente eliotropici sta in ciò : se la luce colpisce da un lato un animale a eliotropismo positivo, avviene un aumento nella tensione dei muscoli che fanno volgere il capo verso la sorgente luminosa , mentre in un animale

negativamente eliotropico, nelle medesime condizioni, la tensione di quei muscoli, invece, diminuisce. Ne consegue che l'animale a eliotropismo negativo è costretto ad allontanarsi dalla sorgente luminosa. Un'altra possibilità dovrebbe forse anche prendersi qui in considerazione; cioè che la luce favorisca il movimento progressivo quando essa colpisce l'estremo orale d'un animale a eliotropismo positivo, e lo inibisca quando colpisce l'estremo opposto; l'inverso potrebbe accadere negli animali a eliotropismo negativo. Ciò suggerirebbe forse un'altra analogia fra eliotropismo e galvanotropismo.

Groom e io eseguimmo esperimenti sulle larve del *Balanus perforatus,* di cui si conoscevano le migrazioni batimetriche periodiche (2). Trovammo fra l'altro che questi animali sono talvolta negativamente e talvolta positivamente eliotropici, e riescimmo a cambiare a piacere la direzione del loro tropismo. Nella luce debole, specialmente nella luce del gas, che contiene in quantità relativamente piccola i raggi azzurri, quelli cioè eliotropicamente più attivi, essi diventavano e rimanevano positivamente eliotropici, mentre nella luce intensa essi sùbito si cambiavano in eliotropici negativi. Questo fatto determina le migrazioni batimetriche periodiche. Quando essi si trovano presso alla superficie dell' oceano al mattino, la forte luce

li rende negativamente eliotropici e li costringe a scendere verticalmente, poichè nel mare aperto soltanto le componenti verticali della luce riflessa dal cielo sono attive. Quando le larve hanno raggiunto una profondità a cui la luce è abbastanza debole, eccole divenir positivamente eliotropiche. Allora debbono ricominciare la loro ascensione, ma non possono arrivare alla superficie, perchè presto toccano una regione dove la luce è così intensa da renderle daccapo negativamente eliotropiche. Così, durante il giorno, sono trattenute a una certa profondità, minore però di quattrocento metri. Ma quando annotta e l'intensità della luce va sempre più diminuendo, esse sono costrette a salire in regioni più alte per effetto del loro eliotropismo positivo, finchè, nella notte, la debole intensità luminosa le trattiene alla superficie dell'acqua. Verso il mattino, quando comincia ad albeggiare, diventano di nuovo negativamente eliotropiche e ricominciano la migrazione verso il fondo. Ma gli animali pelagici presentano un altro movimento batimetrico a periodo più lungo, che somiglia più da vicino alle migrazioni degli uccelli di passo. Il Chun ha osservato che nel golfo di Napoli, durante l'està, certe forme rimangono a profondità maggiore anche di notte, e non vengono mai alla superficie. Questo fatto è

probabilmente conseguenza della temperatura più alta della superficie dell' acqua nella stagione calda. Io ho veduto che certi animali, per esempio le larve di Polygordius, sono positivamente eliotropici a bassa temperatura, negativamente a temperatura più alta (4).

Ho accennato anche all'azione del geotropismo in queste migrazioni verticali. Le medesime condizioni, che rendono gli animali negativamente eliotropici, li rendono anche positivamente geotropici e viceversa. Mi riescì infatti di dimostrare, che le larve di Polygordius sono negativamente geotropiche a bassa temperatura, positivamente ad alta temperatura (4). Per effetto di questo geotropismo esse sono costrette ad andare alla superficie durante la notte, cioè quando la temperatura dell'acqua è bassa. È anche probabile che in molte forme, talune condizioni interne, simili ai fenomeni nictitropici delle piante, contribuiscano a determinare migrazioni verticali periodiche 1). Noi vediamo dunque, che l'istinto migratore, per quel che concerne la migrazione verticale degli animali pelagici, è spesso determinato dalla presenza alla super-

1) Ciò può spiegare le migrazioni periodiche di certi animali (Meduse) nelle regioni polari. In essi un cambiamento del peso specifico potrebbe sostituire la reazione eliotropica.

ficie del corpo, di certe sostanze sensibili alla luce. Queste sostanze peraltro producono effetti diversi secondo l' intensità della luce o della temperatura (o forse secondo diverse condizioni interne). A determinare le migrazioni contribuiscono inoltre i rapporti di simmetria dell'animale. Il sistema nervoso centrale non entra in questi fenomeni, se non in quanto esso fornisce la connessione protoplasmatica fra la pelle e i muscoli. Il che contrasta con la teoria dei centri di questi istinti, ma è d'accordo con la teoria segmentale.

7. Si potrebbe credere che queste idee valgano solamente per gl'Invertebrati. Ma il Goltz ha fatta una scoperta notevole, che sembra confermare l'opinione che nei Vertebrati le condizioni siano fondamentalmente le stesse. Una cagna che ha partorito, rompe coi denti il cordone ombelicale, lecca il suo cucciolo, gli si mostra molto affezionata e non permette che un estraneo lo tocchi. Tali istinti materni sono ereditarii e non v' ha dubbio che, con l' atto del parto e i relativi processi che si compiono negli organi genitali, avvengano nell' animale dei cambiamenti che li rendono possibili. Si potrebbe credere, specialmente in questo caso, che nel sistema nervoso centrale esistano centri che siano stimolati direttamente attraverso i nervi dell' utero. Ora il Goltz constatò che questi istinti si manifestano

completamente anche in cani cui è stato reciso il midollo spinale a un livello tale, che gli stimoli provenienti dall'utero non possono arrivare al cervello (6).

È probabile che certe sostanze, formatesi durante la gravidanza, il parto e la lattazione, abbiano una particolare influenza sul carattere dell' animale, allo stesso modo come alcuni veleni, quali, per esempio, l'alcool, il tabacco, o la morfina modificano le reazioni dell'organismo umano. È possibile, certamente, che il simpatico vi abbia la sua parte, sebbene ciò sembri improbabile alla stregua dei più recenti esperimenti del Goltz ed Ewald e del Ribbert 1).

8. Ci siamo limitati alla considerazione degli istinti più semplici, come di quelli che meglio si prestano a un'analisi completa. Se volessimo tentare l'enumerazione e la discussione di tutti gl'istinti dovremmo dedicarvi parecchi volumi. Ci sembra opportuno di far rilevare le condizioni che rendono difficile l'analisi di molti istinti. Una causa di complicazione sta nel fatto già menzionato, che i cambiamenti nelle condizioni del sangue, per esempio quelli dovuti al metabolismo, possono modificare le forme dell' irritabilità e della reazione.

Il giovane bruco della Porthesia è eliotropico sol-

---

1) Si vegga nel capitolo seguente.

tanto finchè è digiuno, mentre diviene indifferente alla luce quando ha mangiato. Nei pidocchi delle piante l'irritabilità eliotropica è in rapporto con lo sviluppo delle ali. Le forme attere possono essere o non essere positivamente eliotropiche; se si fanno sviluppare forme alate (abbassando la temperatura o facendo disseccare la pianta su cui esse vivono), queste manifestano un energico eliotropismo positivo. Nelle formiche l'eliotropismo è più intimamente connesso con lo sviluppo del sesso. Non ho mai potuto constatare un vero eliotropismo nelle operaie, mentre i maschi e le femmine sessualmente maturi, hanno uno spiccato eliotropismo positivo. Dovunque si verificano simili cambiamenti transitorii dell' irritabilità diventa necessario l'esperimento per un'accurata analisi dell'istinto.

Una seconda serie di difficoltà nasce dall'influenza esercitata in molti istinti dalla memoria associativa. La migrazione verticale degli animali marini è un caso semplice di migrazioni istintive, mentre le migrazioni degli Uccelli o le evoluzioni dei colombi viaggiatori sembrano essere complicate dalla memoria. Sembra certo che i colombi viaggiatori trovano la via del ritorno per mezzo della memoria visiva del luogo di dove sono partiti. Le migrazioni degli Uccelli potrebbero essere determinate in maniera ana-

loga, se è vero che gli Uccelli migratori tornano al vecchio nido. Nel caso degli Uccelli v'è inoltre un elemento istintivo prettamente ereditario, che produce l'irrequietezza al tempo della migrazione. Questa irrequietezza e, forse, fino a un certo punto, la direzione del volo sono suscettibili d'un'analisi puramente fisiologica. L'elemento della memoria complica molti atti istintivi delle Vespe. Ho avuto occasione di osservare alcune Vespe solitarie e mi sono convinto che esse ritrovano la via del nido per mezzo della memoria visiva del luogo dove quello è situato. Lo stesso sembra accadere nelle Api e forse nelle Formiche (vedi capitolo XV).

9. L'analisi degl'istinti da un punto di vista puramente fisiologico finirà per darci i fondamenti di un'etica scientifica. La felicità umana si fonda sulla possibilità della soddisfazione naturale e armonica degl'istinti 1). Uno degl' istinti più importanti non è

1) È veramente curioso che debba ancora imperare un'etica che considera bassi gl'istinti umani per sè stessi e la loro soddisfazione peccaminosa. Che una siffatta etica avesse un'azione consolatrice sugli orientali, i cui istinti erano ostacolati o tarpati dall'effetto cumulativo del clima deprimente, del despotismo e delle misere condizioni economiche, può intendersi, ed è forse al perdurare delle cattive condizioni economiche che si deve il prevalere di siffatta morale in una certa misura.

per solito nemmeno riconosciuto come tale, voglio dire l'istinto del lavoro. Gli avvocati, i criminalisti e i filosofi credono spesso che il solo bisogno induca l'uomo a lavorare. Questa è un'opinione falsa. Noi siamo istintivamente costretti ad essere attivi come le Formiche o le Api. L'istinto del lavoro sarebbe la massima sorgente di felicità, se la nostra attuale organizzazione sociale ed economica non permettesse soltanto a pochi la soddisfazione di tale istinto. Roberto Mayer emise l'idea, che ogni tentativo riescito di mettere in libertà dell'energia è per noi una fonte di piacere. Per questo motivo il soddisfare all'istinto del lavoro ha tanta importanza nell'economia della vita, sia nei giochi e negli studii del fanciullo, che nel lavoro scientifico o commerciale dell'uomo.

Dobbiamo in ultimo difendere la nostra analisi fisiologica degl'istinti dal rimprovero che le si è rivolto di aver negletta la teoria dell'evoluzione. In altre parole, ci è stato obiettato che gl'istinti dovrebbero essere spiegati istoricamente e non fisiologicamente o causalmente. A me sembra che gli esseri viventi sono macchine e che le loro reazioni possono essere spiegate soltanto in base ai medesimi principii di cui si serve il fisico. Il nostro scopo finale nell'analisi degl'istinti è di sapere da quali proprietà fisiche e chimiche del protoplasma essi sieno determinati. Il fisico trova utile,

senza dubbio, di spiegare il meccanismo di una macchina complicata paragonandola a macchine dello stesso genere più semplici o più antiche. Noi ci siamo serviti dello stesso metodo e dello stesso principio empirico, utilizzando in questo libro le reazioni delle forme più semplici per analizzare quelle delle più complesse. Anche se possedessimo una filogenesi scientifica invece dei fantastici racconti che oggi portano quel nome, essa non ci assolverebbe dal cómpito di spiegare gl'istinti in base alle qualità fisiche e chimiche del protoplasma.

11. A prima vista può sembrare vana la speranza di trovare un rapporto fra gli atti istintivi degli animali e le proprietà del loro protoplasma. Eppure il cómpito non è così arduo, se scegliamo il metodo adatto. Questo metodo consiste, secondo la mia opinione, nel far variare a piacere gl'istinti d'un animale. Se possiamo ottener questo, noi potremo indagare anche come le qualità fisiche del protoplasma influiscano sugl'istinti. Questo tentativo io l' ho fatto in un caso. Varii animali marini (Copepodi, larve di Polygordius), che fuggono la luce, possono venir costretti a muoversi verso la luce in due diversi modi, o abbassando la temperatura, o aumentando la concentrazione dell'acqua di mare (onde le cellule degli animali perdono acqua). Quest'istinto può essere di

nuovo invertito elevando la temperatura o diminuendo la concentrazione dell'acqua. Gl'istinti in parola debbono dunque dipendere da cambiamenti riversibili nella sostanza del protoplasma i quali possono essere prodotti da perdita d'acqua o riduzione della temperatura. La natura di tali cambiamenti dovrà essere determinata da ulteriori esperimenti. Altri esempi abbiamo in cui la diminuzione della temperatura ha lo stesso effetto della perdita d'acqua. I pidocchi delle piante possono essere atteri o alati. In qualunque momento noi possiamo provocare lo sviluppo delle ali nelle forme attere abbassando la temperatura o lasciando disseccar la pianta (onde la quantità d'acqua nelle cellule degl'insetti viene a ridursi) 1).

Bibliografia.

1. Loeb, J. *Der Heliotropismus der Thiere und seine Uebereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen.* Würzburg 1890.

2. Groom and Loeb. *Der Heliotropismus der Nauplien von Balanus perforatus und die periodischen Tiefenwanderungen pelagischer Thiere.* In *Biologisches Centralblatt*, Bd. X., 1890.

---

1) Ho ripetutamente constatato che le medesime condizioni che regolano i fenomeni dell'accrescimento e dell' organizzazione, regolano anche gl'istinti. Ciò mostra che le due categorie di fenomeni hanno una base comune. Questa base comune è il carattere fisico e chimico di quella miscela di sostanze che chiamiamo protoplasma.

3. LOEB, J. *Ueber den Instinct und Willen der Thiere.* In *Pflüger's Archiv,* Bd. XLVII, p. 407, 1899.

4. LOEB J. *Ueber künstliche Umwandlung positiv heliotropischer Thiere in negativ heliotropische und umgekehrt.* In *Pflüger's Archiv,* Bd. LIV, 1893.

5. LOEB J. *On Egg Structure and the Heredity of Instincts.* In *The Monist,* July, 1897.

6. GOLTZ, F. *Ueber den Einfluss des Nervensystems auf die Vorgänge während der Schwangerschaft und des Geburtsaktes.* In *Pflüger's Archiv,* Bd. IX, 1874.

CAPITOLO XIV.

IL SISTEMA NERVOSO CENTRALE E L'EREDITÀ.

1. Di somma importanza per i problemi della educazione è il quesito intorno alla funzione del sistema nervoso centrale nei fatti ereditari. Se ci fosse dato sperare che, in conseguenza dell' attività d'una generazione, i suoi discendenti potessero nascere con un particolare talento per quella forma di attività, avremmo dinnanzi a noi un fertile campo pel miglioramento della razza umana. Per rispondere al quesito dobbiamo considerare dapprima quelle particolari qualità che sappiamo essere ereditarie, cioè la forma del corpo e gl'istinti. L'analisi degl' istinti fatta nel capitolo precedente ci mette in grado di dire come gl'istinti possano venir trasmessi per mezzo dell'ovo. Tutti i caratteri ereditari della forma degl'istinti e dei riflessi debbono essere trasmessi per mezzo delle cellule sessuali. La difficoltà che si presenta è questa; come mai le cellule sessuali, fatte d' una massa liquida racchiusa entro membrane solide, possono portare in sè così complicati apparecchi quali sono le forme cui esse dànno origine, con i loro

istinti e riflessi? O l'apparente semplicità di struttura dell'ovo è un'illusione e, in realtà, l'ovo ha una complicazione non minore di quella dell'animale adulto; ovvero la somma degli elementi, che noi diciamo forma ed istinti dell'animale, è la risultante di pochi elementi più semplici, che possono agevolmente venir trasmessi con l'ovo, senza che questo abbia una struttura complessa. La discussione sul meccanismo degl'istinti, fatta nel capitolo precedente, ci mostra la verisimiglianza del secondo assunto. Consideriamo gl'istinti dovuti a reazioni eliotropiche, per esempio, il volar della farfalla verso la fiamma. Questo istinto è, senza dubbio alcuno, determinato, in primo luogo, dalla presenza d'una certa sostanza sensibile alla luce alla superficie dell'animale, poi dall' organizzazione simmetrica di esso. Perchè una sostanza sensibile alla luce venga trasmessa nell'ovo, non c'è bisogno di complessa e misteriosa organizzazione di questo. Nè l'ovo deve avere un'organizzazione complessa per poter trasmettere i rapporti di simmetria dell'animale.

Le condizioni per l'eredità della forma non sono molto diverse. L'ovo non contiene in sè la forma dell'animale, ma contiene talune sostanze particolari, specialmente dei fermenti. Secondo la configurazione stereochimica di questi, i prodotti di assimilazione e

con essi i materiali formativi del corpo, risultano diversi. Il processo dello sviluppo embrionale non è soltanto un differenziamento morfologico, ma un differenziamento chimico, e continuamente nuove combinazioni si vanno formando dal materiale grezzo originario. Un ulteriore differenziamento della forma può essere e spesso è in rapporto con ogni differenziamento metabolico della sostanza dell'organismo. I risultati della morfologia sperimentale stanno perfettamente d'accordo con siffatto modo di vedere enunciato la prima volta da Jaeger e da Sachs e che io ora ho tentato di svolgere in una serie di articoli. Voglio qui menzionare soltanto l'esperimento in cui l'ovo di un riccio di mare (Arbacia) venne diviso in due metà, e ciascuna di queste si sviluppò in una larva completa. In questo caso è indifferente che la divisione dell'ovo in due sfere avvenga subito dopo la fecondazione, o quando l'ovo è già allo stadio di 16 o di 32 cellule. Questi fatti possono intendersi soltanto nella ipotesi che l'ovo contenga solamente *certe sostanze chimiche* e non misteriose disposizioni morfologiche di così complessa natura come quelle dell'animale completo; e considerando il processo morfologico dello sviluppo come semplice risultato o fenomeno concomitante di corrispondenti trasformazioni chimiche e cambiamen-

ti fisici. Possiamo aggiungere, a questo proposito, che i processi di eteromorfosi, cioè di trasformazione o sostituzione d'un organo in luogo d'un altro morfologicameute diverso, sotto l'azione di certe influenze esterne, ci conducono alla medesima interpretazione.

2. Il Tornier ha svolto una teoria dell'eredità dei caratteri acquisiti in base a una supposta nuova funzione del sistema nervoso centrale. Secondo questa teoria, ogni cambiamento che avviene nel corpo sarebbe accompagnato da un cambiamento corrispondente nel sistema nervoso centrale. I cambiamenti del sistema nervoso centrale produrrebbero poi cambiamenti corrispondenti nell' ovo. Così, secondo questa teoria, fra sistema nervoso centrale e processi morfogenetici deve esistere un rapporto altrettanto intimo quanto quello che passa tra il sistema nervoso centrale e le funzioni di moto e di senso. Può però facilmente dimostrarsi che questa ipotesi del Tornier è troppo arrischiata. Quando la larva dell' Amblystoma si trasforma in un animale sessualmente maturo, essa perde le branchie poste nel capo e le pinne codali che si trovano nella coda. Ambedue gli organi scompaiono contemporaneamente. In una serie di Amblistomi larvali, tagliai il midollo spinale in prossimità del cinto scapolare. Le parti dell'animale situate all'innanzi e all'indietro del taglio si compor-

tano, riguardo alle funzioni di moto e di senso, come due animali distinti. Se i processi morfogenetici fossero intimamente connessi col sistema nervoso centrale, così come le funzioni di senso e quelle di moto — come vuole la teoria del Tornier — dovremmo veder le branchie e le pinne codali non più riassorbirsi contemporaneamente, ma a diverse epoche, come in due diversi animali. *Ma senza alcuna eccezione, in queste larve con midollo spinale diviso, il riassorbimento degli organi del capo e di quelli della coda avvenne simultaneamente* (1). In alcune delle larve operate la metamorfosi avvenne pochi giorni dopo l'operazione, in altre dopo un certo tempo. Non può dunque rimaner dubbio che il rapporto tra funzioni morfogenetiche e sistema nervoso centrale è molto meno intimo di quello esistente fra questo e le funzioni di moto e di senso.

Io credo piuttosto, che la scomparsa simultanea delle branchie e delle pinne codali sia dovuta a qualche cambiamento che avviene nel sangue—p. es. alla comparsa di certi enzimi, o forse a un cambiamento nel numero dei corpuscoli rossi, ecc.

È stato obiettato che in questo esperimento il sistema simpatico manteneva i rapporti fra le due metà dell'animale. Il simpatico ha sempre servito come un ponte per attraversare l'abisso fra le idee pre-

concette e i fatti. Io son quasi certo che, per lo meno in alcuni dei miei Amblistomi, anche il simpatico era reciso; ma, non potendo assicurare la cosa in modo assoluto, non insisto su questo punto. Mi è però lecito di pronunziarmi sul reale valore di siffatto ponte. È stata generalmente accettata l'idea, che l'attività secretoria delle glandule mammarie durante e dopo la gravidanza sia determinata dalla stimolazione delle terminazioni nervose dell'utero. Ora il Goltz recise il midollo spinale nella regione toracica d'una cagna, che, dopo l'operazione, divenne gravida e diede alla luce dei piccoli. Si constatò che le mammelle tanto innanzi che dietro al taglio cominciarono a secernere latte.

Il Goltz ne conchiuse che la secrezione non è dovuta a influenza nervosa. Com' era da aspettarsi, coloro che cercano di spiegare ogni cosa con l'onnipotenza del sistema nervoso centrale, subito espressero il dubbio, che il simpatico mettesse in rapporto le due metà del midollo spinale nella cagne del Goltz. Di recente il Ribbert fece un esperimento, il quale, se è attendibile, esclude senz'altro queste misteriose influenze del simpatico (8). Egli trapiantò una glandula mammaria su un orecchio d'una cavia. La cavia divenne gravida e la glandula sull'orecchio cominciò a dar latte. È evidente, che la se-

crezione delle mammelle durante la gravidanza deve dipendere da un qualche cambiamento del sangue o della linfa; forse dalla comparsa di particolari enzimi.

Lo Schaper ha aggiunto un esperimento, che depone contro qualsiasi dipendenza dello sviluppo morfogenetico dal sistema nervoso centrale. A un girino lungo sei millimetri egli estirpò il cervello e il midollo allungato. Quando, sette giorni dopo, l'animale fu ucciso, il midollo spinale parve essere scomparso. Ciò nullameno la cicatrizzazione della ferita, l'accrescimento e lo sviluppo erano continuati durante i sette giorni (2). Di fronte al fatto, che i primi processi dello sviluppo precedono, in tutti gli animali, la formazione del sistema nervoso centrale, deve cessare ogni meraviglia per tali risultati. Essi bastano tuttavia a convincerci, che i processi dello sviluppo e la formazione degli organi sono meno intimamente connessi col sistema nervoso centrale che non i processi sensorii e motorii. Ciò posto, non possiamo accettare senz'altro l'ipotesi che ogni impressione prodotta sul sistema nervoso centrale debba trasmettersi all'ovo, con cui, si aggiunga, esso non è in nessun rapporto di continuità.

3. Ma come spiegheremo allora, che certe malattie mentali sono ereditarie? Non sembra impossibile che

le malattie mentali ereditarie sieno, in realtà, malattie d'origine chimica, prodotte da veleni, che si formano nell'organismo, così come alcune particolari sostanze tossiche, quali l'alcool, l'*hascish* e altre simili, producono disturbi mentali temporanei (3). Il delirio della febbre, come pure alcuni altri disturbi mentali, sono forse dovuti a veleni che si producono nell'organismo. Può anche darsi, che simili veleni si formino nell'organismo normale. Basta ammettere che essi si formino in maggior copia o sieno distrutti in minor quantità nell'organismo dell'infermo che non in quello dell'uomo sano. Non è, inoltre, punto necessario ammettere che questi ipotetici veleni, cause delle malattie mentali, si formino nel sistema nervoso centrale; essi potrebbero benissimo formarsi in qualunque parte del corpo; è soltanto necessario che essi attacchino il sistema nervoso centrale — cioè, che sieno veleni nervosi.

Un fatto più di qualunque altro adatto a illustrare queste idee è l'influenza della distruzione della glandula tiroidea sullo sviluppo mentale e fisico dei bambini. Noi sappiamo, che, in caso di degenerazione di quella glandula, lo sviluppo del corpo e dell'intelligenza subiscono un notevole ritardo, e che la distruzione della tiroide può condurre all'idiotismo. Si è visto che si può ottenere un miglioramento dello

stato degl' infermi o anche la guarigione, facendoli alimentare con sostanza tiroidea di animali. Il Baumann trovò che la tiroide contiene un elemento che non si rinviene in nessun altro organo, cioè l'iodio. Così si arriva a concepire come le malattie mentali ereditarie possano essere malattie d'origine chimica. Anche le cellule germinali, in queste malattie, possono risentire l'azione dei veleni circolanti nel sangue.

4. Pure escludendo così l' azione *immediata* del sistema nervoso centrale sul germe, e accettando una teoria chimica dell' eredità, sarebbe sempre ammissibile un' azione indiretta del sistema nervoso centrale, in quanto esso possa influire sui processi chimici dell'organismo. A mostrare un esempio d'un effetto chimico dei nervi, si cita il fatto che la stimolazione dei nervi di certe glandule ne provoca la secrezione. Il Mathews, però, ha dimostrato, che nei casi in cui la stimolazione del simpatico produce la secrezione, le glandule contengono fibre muscolari che si contraggono quando sono stimolate e così spremono il secreto fuori dei condotti (4). (Le cose sembrano andare diversamente per la secrezione della saliva prodotta dalla stimolazione della corda del timpano; ma è anche possibile che in questo caso, la secrezione sia soltanto un effetto *indiretto* della stimolazione, dovuto a modificazioni della

circolazione). Vi sono altri esempi di un apparente effetto chimico dei nervi. Il fatto che l'« herpes zoster» segue il percorso dei nervi ha indotto molti a credere che questa malattia sia dovuta a un'azione trofica dei nervi. Ma noi sappiamo che nel caso della rabbia il microrganismo o il veleno camminano lungo i nervi. Il Goltz ha veduto, che nella pelle si formano ulcerazioni e suppurazioni dietro al punto dov'è stato reciso il midollo spinale, e in punti così simmetrici, che è impossibile attribuirle all'azione degli agenti esterni. Queste lesioni si manifestano soltanto nelle prime settimane dopo l'operazione, e poi scompaiono (5). La causa di questi fenomeni potrebbe ricercarsi in processi chimici anormali, dovuti forse ai nervi vasomotori in quanto essi produrrebbero disturbi nella somministrazione dell' ossigeno, ecc. Questi disturbi talora non si manifestano. I medici ben conoscono i fenomeni di decubito che si manifestano in seguito a lesioni del midollo spinale. Un fatto scoperto da Goltz e Ewald è molto interessante per la teoria di questi processi. Quando essi recidevano il midollo spinale agli animali, i fenomeni d'ulcerazione della pelle erano molto accentuati. Ma se gli animali venivano operati in seguito sul midollo spinale dietro al primo taglio, le lesioni erano molto meno gravi o mancavano addirittura. Sicchè la separazio-

ne d'una parte del midollo spinale dal cervello è accompagnata da conseguenze più gravi che non la successiva distruzione del midollo spinale stesso (5).

Quando si recide il trigemino da un lato, si manifesta, per solito, un'infiammazione della cornea dello stesso lato. L' infiammazione è naturalmente dovuta a batterii, ma questa preferenza dei batterii per la cornea, il cui nervo di senso è reciso, potrebbe avere due cause: o l'animale, mancando di sensibilità nella cornea, potrebbe non accorgersi dei corpi estranei (polvere, ecc.) che capitano nell'occhio e lo feriscono, oppure la recisione del nervo potrebbe cagionare tali cambiamenti nella cornea, da renderla più suscettibile all'infiammazione. Questa seconda ipotesi sembra ammissibile, se è vera l'affermazione del Gaule che, cioè, dieci minuti dopo la recisione del trigemino, si possono constatare alterazioni istologiche nella cornea (6, 7). In questo caso può soltanto ammettersi che sia cambiato il potere di resistenza o, per parlare più esattamente, la natura chimica del tessuto in seguito alla lesione del nervo. Se ciò è vero, possiamo far di meno dell' ipotesi dei nervi trofici specifici; se è vero, che l'azione d'ogni impulso nervoso sul tessuto innervato è di carattere chimico, tutti i nervi sono in un certo senso trofici, e sarebbe erroneo il sostenere che taluni nervi servano esclu-

sivamente a funzioni trofiche, mentre altri siano sensorii o motori. Non vi sono nervi specificamente trofici, ma è possibile che molti nervi producano indirettamente (forse per disturbi circolatorii e deficiente somministrazione d'ossigeno) tali cambiamenti chimici da determinare alterazioni istologiche.

Se veramente è così, si potrebbe ammettere ancora un'azione del sistema nervoso centrale sulle cellule germinali, la quale si esplicherebbe indirettamente per via di alterazioni della circolazione e consecutivi cambiamenti chimici, che modificherebbero le cellule germinali contenute nei testicoli e negli ovarii. Potrebbe per tal modo esservi una lievissima probabilità che l'attività cerebrale d'una generazione conduca alla formazione di sostanze chimiche capaci di agire sulle cellule sessuali. È tuttavia difficile di capire che cosa potrebbe rendere le cellule germinali atte a produrre discendenti dotati d'un'intelligenza più elevata. L'intelligenza non è proporzionale ai cambiamenti chimici, come l'attività muscolare. Nel cervello d'un idiota e in quello d'un genio possono avvenire gli stessi processi chimici. Ma la differenza fra i due sta in ciò, che l'idiota non avverte importanti associazioni di idee, mentre il cervello del genio le ritiene. Eccoci così arrivati alla conclusione che una trasmissione di caratteri

ereditarii per mezzo dell'ovo è possibile solo sotto forma di sostanze chimiche specifiche e che il sistema nervoso centrale potrebbe influire sull' eredità soltanto se determinasse nell' ovo la formazione di speciali sostanze (agendo sul metabolismo). Dovrebbe, naturalmente, dimostrarsi prima di tutto che il sistema nervoso centrale ha realmente tale azione sulle cellule germinali, e ciò è molto dubbio. Perciò non siamo autorizzati ad ammettere che l'attività d' una generazione possa determinare per trasmissione ereditaria un aumento delle capacità e delle tendenze nella medesima direzione. Herbert Spencer, per dimostrare la possibilità di questo processo, adduce il fatto che i circoli tattili sono minimi alla punta della nostra lingua. Egli crede ciò sia dovuto alla tendenza propria dell'uomo, da tempo immemorabile, di esaminare per mezzo della lingua, gli spazi fra dente e dente; questo esercizio avrebbe prodotto un aumento ereditario delle terminazioni nervose della lingua. Lo Spencer dimentica che i circoli tattili sono relativamente piccolissimi anche sulla punta del naso e certamente questo non è stato adoperato da tempo immemorabile al medesimo ufficio. Sembra più probabile che il numero relativo delle terminazioni nervose, o, più propriamente, l'ampiezza relativa dei circoli tattili

sulla punta della lingua e del naso sia dovuta al raggio di curvatura relativamente piccolo o al minimo sviluppo in superficie di quelle regioni.

BIBLIOGRAFIA.

1. LOEB, J. *Hat das Centralnervensystem einen Einfluss auf die Vorgänge der Larvenmetamorphose?* In *Archiv für Entwickelungsmechanik,* Bd. IV., 1896.

2. SCHAPER, A. *Experimental Studies on the Influence of the Central Nervous System upon the Development of the Embryo.* In *Journal of the Boston Soc. of Medical Science,* Jan., 1898.

3. MEYER, ADOLF. *A Short Sketch of the Problems of Psychiatry.* In *Am. Journ. of Insanity,* vol. LIII., 1897.

4. MATHEWS, A. *The Physiology of Secretion.* In *Annals N. Y. Acad. of Science,* vol. XI., No. 14, 1898.

5. GOLTZ e EWALD. *Der Hund mit verkürztem Rückenmark.* In *Pflüger's Arch.,* Bd, LXIII., 1896.

6. GAULE, J. *Der Einfluss des Trigeminus auf die Hornhaut.* In *Physiologisches Centralblatt,* Bd. V., 1891.

7. GAULE, J. *Wie beherrscht der Trigeminus die Ernährung der Hornhaut?* In *Physiologisches Centralblatt,* Bd. VI., 1892.

8. RIBBERT, H. *Ueber Transplantation von Ovarium, Hoden und Mamma.* In *Arch. f. Entwickelungsmechanik,* vol. VII., 1898.

CAPITOLO XV.

DISTRIBUZIONE DELLA MEMORIA ASSOCIATIVA NEL REGNO ANIMALE.

1. Il problema più importante della fisiologia del sistema nervoso centrale è l'analisi dei meccanismi che dànno origine ai così detti fenomeni psichici. Questi ci si palesano, costantemente, come funzione d'un processo elementare: l'attività della memoria associativa. Per memoria associativa io voglio intendere due caratteristiche proprie del nostro sistema nervoso centrale. La prima è dovuta al fatto che i processi ivi avvenuti vi lasciano un'impressione o traccia che vale a provocarne la ripetizione anche in circostanze diverse da quelle dalle quali ebbero origine. Questa proprietà può essere imitata da certe macchine, come il fonografo. Naturalmente non abbiamo nessuna ragione di supporre che le tracce dei processi che avvengono nel sistema nervoso centrale siano analoghe a quelle impresse nel fonografo. La seconda caratteristica è questa, che due processi occorrenti simultaneamente, o in rapida successione, lasciano

tracce che si fondono insieme, sicchè se poi uno dei processi viene a ripetersi, l'altro sarà anche necessariamente ripetuto. L'odore d'una rosa riprodurrà al tempo stesso l'immagine visiva del fiore nella nostra memoria, o, anche più, riprodurrà il ricordo delle scene o delle persone presenti quando quell'odore fece su noi per la prima volta una forte impressione. Memoria associativa significa dunque il meccanismo per cui uno stimolo produce non soltanto gli effetti corrispondenti alla sua natura e alla struttura specifica dell'organo stimolato, ma, inoltre, anche effetti dovuti ad altre cause che in altra epoca agirono sull'organismo simultaneamente o quasi al dato stimolo (2). Il problema capitale della fisiologia del cervello è dunque, evidentemente, questo: qual'è il carattere fisico del meccanismo della memoria associativa? Come dicemmo al primo capitolo, la risposta a questa domanda la troveremo probabilmente nel campo della chimica fisica.

Io credo si possa dimostrare, che la coscienza dei metafisici risulta da fenomeni dovuti al meccanismo della memoria associativa. Mach ha fatto rilevare che la coscienza di sè stesso, o l'Io, è una semplice frase per esprimere il fatto, che taluni costituenti della memoria sono costanti o più frequenti di altri (1, 11). Il complesso di questi elementi della memoria è l'« Io »

o l' « anima » o la personalità dei metafisici. Noi possiamo, fino a un certo punto, enumerare questi costituenti. Essi sono: l'immagine visiva del corpo, in quanto ci appare nel nostro campo visivo, talune sensazioni tattili ripetute con grande frequenza, il suono della nostra propria voce, certi interessi e certe cure, un certo sentimento di benessere o di malessere secondo il nostro temperamento o lo stato della nostra salute, ecc. (1, 11).

Un inventario di tutti i costituenti mnemonici dell'Io di persone diverse mostrerebbe, che la coscienza di sè stessi non è una ben definita unità, ma, come sostiene il Mach, una segregazione artificiale di quei costituenti della memoria, che occorrono con la massima frequenza nelle nostre percezioni. Queste, naturalmente, sono suscettibili di considerevoli variazioni in una stessa persona, in diversi periodi della sua vita.

Quando parliamo di perdita o sospensione della coscienza, noi vogliamo intendere perdita o interruzione dell' attività della memoria associativa. Se un deliquio è determinato direttamente da difetto d'ossigeno o indirettamente da un disturbo della circolazione, cessa l'attività della memoria associativa. Ciò fu dimostrato dagli esperimenti dello Speck sugli effetti d'una bassa pressione di ossigeno. Quando egli

respirava aria contenente meno dell' otto per cento d' ossigeno, subito veniva meno. Nei suoi esperimenti egli doveva contare il numero delle respirazioni. Prima di venir meno, egli cominciava a confondersi nel conto e dimenticava quel che avveniva. Quando sentiva cominciare tal confusione, egli sapeva di dover interrompere l' esperimento. Quando una perdita di coscienza è prodotta da narcotici o da anestetici, ci troviamo di nuovo davanti un' interruzione nell'attività della memoria associativa. Lo stesso accade nel caso d'un sonno profondo.

I metafisici parlano di sensazioni coscienti e di votontà cosciente. Ora, può dimostrarsi che la volontà è soltanto una funzione del meccanismo della memoria associativa. Noi parliamo di volontà cosciente se l'idea del complesso risultante finale delle sensazioni esiste prima che i movimenti che lo determinano siano avvenuti o siano cessati. Nell'atto volitivo avvengono tre processi. Uno di essi è una qualsiasi innervazione, che può esser dovuta direttamente o indirettamente a uno stimolo esterno. Questo processo d'innervazione produce due sorte di effetti; un effetto si manifesta nell' attività della memoria associativa, la quale riproduce le sensazioni che nei casi precedenti accompagnavano o seguivano la medesima innervazione; il secondo effetto è un'attività muscola-

re coordinata. Accade in simili casi che il tempo di reazione per l'effetto mnemonico dell'innervazione è più breve del tempo per l'effetto muscolare. Quando un processo interno ci spinge ad aprire la finestra, l'attività della memoria associativa produce l'idea delle sensazioni che seguiranno o accompagneranno quell'atto prima che la finestra venga realmente aperta. Siccome noi non ci accorgiamo di questa precedenza, come non ci accorgiamo dell'inversione dell'immagine retinica nel nostro occhio, ci accade di considerare l'effetto mnemonico dell' innervazione come causa dell'effetto muscolare. La causa comune dei due effetti, il processo d'innervazione, sfugge alla nostra osservazione immediata, perchè i nostri sensi non la percepiscono. La volontà dei metafisici è quindi evidentemente il risultato d'un'illusione dovuta alla necessaria incompletezza dell'auto-osservazione. La nostra concezione della volontà si accorda con le opinioni del Münsterberg e del James (6, 12). Io credo pienamente giustificato l'uso dell'espressione « attività della memoria associativa » in sostituzione della parola coscienza adoperata dai metafisici.

2. Abbiamo parlato di memoria *associativa*, perchè la parola *memoria* viene spesso usata scientificamente in un altro senso, e cioè a significare qualunque ef-

fetto postumo dovuto a circostanze esterne. Si è, per esempio, attribuito alla memoria il fatto, che una pianta coltivata ai tropici non sopporta spesso le temperature basse altrettanto bene quanto una pianta della stessa specie allevata nelle regioni settentrionali. È vero, che in questo caso le condizioni precedenti influiscono sull'attitudine della pianta a reagire, ma il processo differisce da quello, che abbiam chiamato memoria associativa, per la mancanza appunto di processi associativi. Nessuno stimolo determinato produce in una pianta, oltre i proprii effetti, quelli di uno stimolo interamente diverso, che, in un'epoca precedente, occorse simultaneamente al primo. È probabile che la pianta tropicale sia alquanto diversa chimicamente dalla pianta coltivata nel settentrione, e ciò spiegherebbe la sua minore resistenza. È facile trovare altri esempi degli usi diversi della parola memoria.

Molte farfalle dormono tutto il giorno e si svegliano a sera quando abbuia. Se queste farfalle sono tenute per varii giorni in una camera oscura, esse continueranno dapprima nella stessa abitudine. Lo stesso avviene in alcune piante. Si potrebbe dire in questo caso che la farfalla o la pianta « ricorda » la differenza fra il giorno e la notte. È però probabile, che nell'organismo avvengano cambiamenti

interni che corrispondono al cambiamento periodico del giorno e della notte e che essi continuino per un certo tempo con la medesima periodicità, quando l'animale è tenuto al buio.

3. Ciò posto, anzi che la distribuzione della coscienza, prenderemo in esame l'estensione della memoria associativa nel regno animale. Vediamo, prima di tutto, come si possa stabilire se un animale possegga il meccanismo necessario per la memoria associativa. I criteri per ammettere l'esistenza della memoria associativa debbono formare la base d'una futura psicologia comparata. Per stabilire criteri proprio sicuri e non equivoci, sarà necessario di avere a disposizione un numero di osservazioni molto maggiore di quelle finora fatte.

Allo stato attuale delle nostre conoscenze possiam dire che, se un animale può imparare, se può essere educato a reagire in una data maniera a dati stimoli (segni), esso deve possedere una memoria associativa. Vi è in questo criterio una sola causa d'errore e sta in ciò, che un animale potrebbe benissimo essere capace di ricordare (e di associare) e tuttavia non prestarsi ai nostri tentativi di ammaestramento. In tal caso si dovrà ricorrere ad altri esperimenti, che valgano a provare che l' animale realmente possiede la facoltà associativa o mnemonica.

Possiamo asserire esservi in un animale memoria associativa quando esso risponde se lo si chiama per nome, e quando può essere ammaestrato a recarsi al luogo dove gli si appresta solitamente il cibo, nell'udire un certo suono. Lo stimolo ottico del luogo dove si trova il cibo e le sensazioni della fame e della sazietà non sono qualitativamente identici, ma avvengono simultaneamente nell'animale. La fusione o la produzione associata di processi eterogenei ma eventualmente simultanei è un criterio sicuro per l'esistenza della memoria associativa (2).

La memoria associativa esiste probabilmente nella maggior parte dei mammiferi. Il cane, che accorre quando si pronunzia il suo nome, che fugge la frusta, e accoglie il padrone con manifestazioni di gioia, possiede certamente una memoria associativa. Negli Uccelli anche la ritroviamo; il pappagallo impara a parlare; il colombo ritrova la via del colombaio. Anche nei Vertebrati più bassi si trova talora traccia di memoria associativa. Le Raganelle, per esempio, possono essere ammestrate a recarsi in un dato posto a cercar l'alimento, quando odono un certo suono. In altre Rane, nella *Rana esculenta* p. e., non si conosce finora nessuna reazione che dimostri l'esistenza di memoria associativa. Alcuni Pesci posseggono evidentemente la memoria; ma negli Squali la

sua esistenza è dubbia. Per quel che concerne gl'Invertebrati, la questione è difficile a risolvere. Non si debbono accettare con soverchia fretta le affermazioni di certi entusiasti, che scoprono da per ogni dove la coscienza e la somiglianza con l'uomo.

4. Nei miei esperimenti sui tropismi degli animali, mi convinsi della grande facilità con cui un osservatore, inclinato a pensare in senso antropomorfico possa scambiare semplici effetti meccanici di stimoli esterni per espressioni d'intelligenza; basta ch'egli trascuri l'analisi degli stimoli esterni. In una serie di pubblicazioni ho protestato contro gli antropomorfismi del Romanes, dell'Eimer, del Preyer e di altri. Il Bethe ha, di recente, pubblicato uno studio sulle facoltà psichiche delle formiche e delle api, nel quale egli evitò con ogni cura di cadere nell'antropomorfismo grossolano che finora ha dominato in quel campo di ricerche (4). Ma temo ch'egli sia andato troppo oltre, non tenendo conto del fatto che le api e le formiche posseggono memoria associativa. Anche il Bethe, come avevo già fatto io, ammette la memoria associativa come criterio per l'esistenza della coscienza (gli è sfuggito, a quanto pare, il mio lavoro sull'argomento; certo è ch'egli non ne fa menzione). Secondo lui: «Un animale capace di fare le stesse cose dal primo all' ultimo giorno della propria vita, senza nulla imparare e rea-

gendo sempre in maniera identica al medesimo stimolo, non è dotato di coscienza ». Quest'affermazione è insufficiente. Può darsi che un animale, al momento della sua nascita, o poco dopo, non sia completamente sviluppato. In tal caso esso potrà in appresso eseguire atti, di cui era incapace nel primo giorno, senza però possedere memoria associativa. Ora, secondo la definizione del Bethe questi atti indicherebbero memoria associativa.

È noto che se si toglie una formica dal nido e, dopo un certo tempo, vi si rimette, essa non viene attaccata dalle compagne, mentre una formica appartenente a un altro nido è attaccata quasi sempre. Nel descrivere simili fatti si son volute usare le parole, memoria, inimicizia, amicizia. Ora il Bethe fece questo esperimento: una formica fu rivoltolata nei liquidi (sangue e linfa) spremuti dal corpo di sue compagne di nido e poi rimessa nel nido; non venne fatta segno ad atti ostili. La si trattò allora coi succhi di formiche d'un nido « nemico »; rimessa nel suo nido, fu immediatamente attaccata e uccisa. Ciò prova che gli stimoli chimici di certe sostanze volatili eccitano le formiche.

In questo caso, non abbiamo bisogno di ammettere l'esistenza di facoltà intellettuali, come non ne abbiamo, s'è già visto, per spiegare che i tentacoli d'un'At-

tinia portano subito alla bocca un pezzo di carta da filtro imbevuta di succo di carne, mentre lasciano andare un pezzo di carta inzuppata d'acqua di mare. La reazione si spiega con l'ammettere semplicemente l'esistenza di parti irritabili a funzionamento automatico; la memoria non è punto necessaria.

La condotta delle formiche può forse spiegarsi in maniera analoga. Il Bethe potè dimostrare sperimentalmente che tali reazioni delle formiche sono ereditarie e non acquistate con l'esperienza. La facoltà di « distinguere » gli « amici » dai « nemici » si riduce a reazioni diverse dovute alla natura dello stimolo chimico, e non è punto effetto di memoria.

Si suppone che, grazie alla sua memoria e alla sua intelligenza, una formica sia capace di ritrovare la via del nido, o di seguirne un'altra, che abbia scoperto una provvista di miele o di zucchero. In quest'ultimo caso si è creduto vi fossero dei mezzi di comunicazione tra le formiche. Il Bethe, con un ingegnoso esperimento, riescì a dimostrare che, quando una formica esce dal nido, avviandosi per la prima volta in una nuova direzione, essa ritorna sempre per la stessa via. Ciò mostra che essa deve lasciarsi dietro qualche traccia che le serve di guida pel ritorno. Se, tornando per quella via, essa non porta con sè nessuna provvista, il Bethe ebbe a osservare

che niun'altra formica tenta la nuova via. Ma se la formica che ritorna porta al nido miele o zucchero, si può esser sicuri che altre formiche si avvieranno in quella direzione. Qualche cosa dunque delle sostanze trasportate deve rimanere lungo la strada e produrre un effetto chimico sulle formiche. Riferirò qui un' osservazione atta a giustificare la supposizione del Bethe, che gl'insetti risentano l'influenza di stimoli chimici anche debolissimi; quest'osservazione dev'essere stata già fatta da molti allevatori di farfalle. Io misi una farfalla femmina d'una data specie in una scatola da sigari e chiusi la scatola; poi la sospesi a mezza via fra il soffitto e il pavimento della stanza e aprii la finestra. Al principio, nessuna farfalla di quella specie era visibile nei dintorni. Ma meno di mezz'ora dopo, ecco un maschio della specie comparire nella via. Arrivato a livello della finestra, esso rallentò il volo e a poco a poco s' avvicinò a quella, penetrò nella stanza e andò a posarsi subito sulla scatola da sigari. Nel pomeriggio due altri maschi della medesima specie vennero a posarsi sulla scatola. Vediamo da ciò come le farfalle, e certamente molti altri insetti, sieno dotati di un'irritabilità chimica così squisita da superare, se è possibile, il più perfetto cane da caccia. Il Plateau sostiene che gl' insetti sono attratti dall'odor dei fiori, anzichè

dal loro colore e dai loro disegni. L' apparecchio diottrico degl'insetti è di molto inferiore a quello dell'occhio umano, mentre la loro irritabilità chimica è molto superiore a quella del nostro epitelio olfattivo. Io credo che tanto l' odore che il colore agiscano sugl'insetti.

Una delle più notevoli conchiusioni cui giunge il Bethe è quella che le formiche percorrono due vie diverse, chimicamente, l'una dall'altra: una che le allontana dal nido, l'altra che ve le riconduce. Il Bethe cercò di dimostrare ciò ripetendo alcuni esperimenti, che il Lubbock aveva già intrapresi senza ottenerne risultati precisi. Il Bethe dispose una larga strada per le formiche facendola passare per un ponte girevole. Egli faceva girare il ponte di 180^0, mentre le formiche andavano verso il nido o ne venivano, e vide che le due schiere non potevano continuare nella direzione presa. Allora egli fece girare nuovamente il ponte di 180^0, in modo che le tracce ripigliarono l'orientazione primitiva, e le formiche continuarono a camminare nella direzione che seguivano prima che fossero disturbate. Un'osservazione del Forel depone nello stesso senso: « Se si toglie una formica da una schiera in cammino e la si rimette poi sulla via, si può esser quasi sicuri di vederla riprendere la stessa direzione, qualunque orientazione

si sia data al suo corpo ». Ciò però vale soltanto per una via frequentemente battuta. Una debole traccia che conduce in una direzione è atta a condurre nella direzione opposta; infatti una formica che ha trovato un nuovo bottino ritorna al nido per la stessa via di dove era venuta. Sembra chiaro che la direzione scelta dalla formica è determinata dal carico o dalla mancanza di carico. Il carico determina per via riflessa il ritorno al nido; la mancanza di carico fa allontanare la formica dal nido. E il Bethe ne conchiude, che le reazioni delle formiche, le quali sono state sempre considerate come fenomeni psichici, sono semplici atti riflessi paragonabili a tropismi.

5. Sebbene io plauda sinceramente alla reazione del Bethe contro la concezione antropomorfica degl'istinti animali, credo tuttavia ch'egli abbia torto di negare l'esistenza di memoria associativa nelle formiche o nelle api. La facoltà che hanno le api di ritrovare la via dell'alveare attraverso l'aria non può dipendere da una qualche traccia lasciata lungo il cammino. Essa non può essere che un effetto di memoria, e, a mio credere, di memoria visiva. Se si cambia posto all'arnia, mentre le api sono fuori, esse torneranno al luogo dov'era l'entrata dell'arnia e vi si affolleranno. Il Bethe non vuole ammettere che ciò indichi l'esistenza d'una immagine visiva mnemonica

del luogo del nido, e crede possibile che ignote forze guidino l'ape per via riflessa.

Ho potuto di recente osservare i movimenti di alcune Vespe solitarie e ho dovuto conchiuderne che questi animali sono ricondotti al nido dalla loro memoria.

Le mie osservazioni furono fatte sull'Ammophila, una vespa le cui abitudini sono state studiate attentamente e descritte dai coniugi Peckham (7). L'Ammofila scava un buco nel suolo; poi va a caccia di bruchi, che essa paralizza pungendoli uno o più volte col suo aculeo e poi trasporta alla sua tana, ve li caccia dentro e li ricopre di sabbia dopo aver deposto sul loro corpo un ovo. La larva che uscirà da quest'ovo mangerà i bruchi.

Descriverò qui un'osservazione intorno ai mezzi che queste vespe adoperano per ritrovar la via del nido, la quale, escludendo completamente che esse sieno guidate per via riflessa da stimoli noti o ignoti, ci indica che esse ritrovano la via per mezzo della memoria. Un'Ammofila aveva il suo buco in un prato di fiori nel giardino davanti alla mia casa. Essa, naturalmente, lasciava il giardino volando. Verso il mezzodì vidi un'Ammofila correre sul viale laterale della strada dirimpetto al giardino, trascinando con la bocca un bruco, il cui peso le impe-

diva di volare. Il giardino è diviso dalla strada da un muro di pietre cementate. Osservai, che la vespa tentò più volte di arrampicarsi sul muro, ma ricadde a terra. Sospettando che il suo nido fosse nel giardino, ero curioso di vedere se e come la vespa lo avrebbe trovato.

L'Ammofila seguì il muro finchè non ebbe raggiunto il giardino contiguo, che non aveva muro. Essa allora lasciò la strada e si avviò nel giardino; poi, insinuandosi attraverso la siepe, che separava i due giardini, depose il bruco a piè d' un albero e volò via. Dopo un breve volo a zig-zag, essa si posò su una zolla fiorita dove vidi due buchi. Subito la vespa riprese il volo e tornò all'albero, non in linea retta, ma a tre riprese, soffermandosi due volte nel suo cammino. Alla terza tappa essa si posò dov'era il bruco, lo prese, lo trascinò fino al buco, ve lo introdusse e ricoprì di sabbia.

Siccome la vespa cammina per tornare al buco solo quando riporta la sua vittima, non può dirsi ch'essa segua una traccia e sia guidata per via riflessa. I ripetuti tentativi per salire sul muro del giardino, i quali dapprima attrassero la mia attenzione, ci mostrano che la vespa ricordava l'ubicazione del nido; l'esser poi essa ritornata a cercare il bruco, indica, che essa ricordava d'averlo deposto

e ricordava anche il luogo dove lo aveva lasciato. Inoltre il suo volo sinuoso dimostra che essa non era guidata per via di riflessi.

Questi animali, dotati, senz'alcun dubbio, di memoria associativa, posseggono peraltro una scarsissima « intelligenza ». Ho detto che l'Ammofila coprì il buco in cui aveva seppellito il bruco. Per eseguire quest' operazione essa doveva andare a raccogliere piccoli granelli di sabbia nelle vicinanze del buco e trasportarli fra le mandibole. Una volta, mentre s'era allontanata a raccoglier la sabbia, io coprii il buco con un fiore di trifoglio. La vespa non fu più capace di ritrovare il buco; essa corse e volò in qua e in là, molto agitata, tornando sempre al posto dov'era il buco, ma senza mai riconoscerlo. Allora tolsi il fiore e la vespa subito ritrovò il buco e continuò a ricoprirlo di sabbia. Il fiore, con cui avevo nascosto il buco, pesava molto meno del bruco che la vespa trasportava così facilmente fra le mandibole. Il non esser saputa tornare al punto dov'era il buco denota ancora una volta che la vespa ha memoria delle cose.

Le conchiusioni del Bethe sono state criticate dal Wasmann (8) per quel riguarda le Formiche, e dal von Buttel-Reepen (9) per le Api. Io credo che le api e le formiche sieno dotate di memoria associa-

tiva. Nelle loro reazioni però gli elementi riflessi o istintivi e quelli della memoria si mescolano insieme. Resta ad assodare qual parte abbia la memoria associativa nelle varie abitudini delle Api, delle Formiche e delle Vespe.

6. Deve ammettersi la possibilità dell'esistenza di memoria associativa anche nei Ragni, in certi Crostacei e nei Cefalopodi, ma è molto probabile non ve ne sia nei Celenterati e nei Vermi. Noi vedemmo le Attinie rifiutare i batufoli di carta inzuppati d' acqua e prendere la carne, sebbene i nostri organi gustativi non possano distinguere le due cose. Alcuni autori avrebbero veduto in questo atto una manifestazione d' intelligenza, perchè l'Attinia può « distinguere » e « fare una scelta ». Seguendo simili criteri dovrebbero attribuirsi coscienza e intelligenza agli elementi chimici, perchè essi si uniscono soltanto con certi altri elementi. L'espressione: « facoltà di discernimento » è spesso non altro che un termine male appropriato per dire che cause diverse hanno diversi effetti. La differenza degli effetti può, in qualche caso dipendere dalla memoria associativa, ma, per scoprire quei casi, dobbiamo prima dimostrare che le forme considerate posseggono memoria associativa. Nelle Attinie, intanto, tutti i tentativi fatti per dimostrare l'esistenza di memoria as-

sociativa sono riusciti vani; come si vede dagli esperimenti sul Cerianthus riferiti più su, nei quali mi riescì di ottenere la formazione d'un secondo capo al disotto di quello normale, munito bensì di disco orale e di tentacoli, ma privo di bocca (fig. 12 p. 61). I nuovi tentacoli non appresero mai che essi non avevano una bocca da servire, ma continuarono a spingere i pezzetti di carne che venivan loro offerti, verso la bocca assente.

Alcune reazioni degli animali inferiori non possono essere ripetute indefinitamente. Non dobbiamo tuttavia conchiudere che ciò sia dovuto a processi associativi e che l'animale abbia imparato a conoscere certi effetti. È noto che molti Vermi viventi entro tubi si ritirano nei tubi se un'ombra passa loro sopra. Io analizzai questo fatto e potei mostrare che l'ombra non entra per nulla nel fenomeno. Questo è dovuto a una reazione contro le variazioni negative dell'intensità luminosa, paragonabile alla « contrazione autotomica » d'un muscolo. L'esperimento non riesce, se si ripete molte volte in fila. Nagel ne conchiude che questi vermi hanno la « facoltà di giudicare ». « L'animale riconosce che l'ombra che passa così spesso non indica l'avvicinarsi d'un nemico o d'un qualsiasi pericolo » (Nagel). In realtà tali reazioni sono forme d'irritabilità ereditarie, che

nulla hanno che vedere con l' esperienza. La ragione dell'arrestarsi della reazione, quando questa si ripete con frequenza, deve ricercarsi in un semplice effetto postumo dello stimolo; caso che spesso s' incontra nella fisiologia degli animali e delle piante. È del tutto arbitraria l'affermazione che infimi animali quali certi Vermi e certi Molluschi sprovvisti di occhi abbiano idee o anche la sola idea dell' «avvicinarsi d'un nemico o della minaccia d'un pericolo». Anche il Graber sosteneva che gli animali, che accorrono verso la luce, si comportano così perchè amano la luce; e un altro autore pensava che gli animali volano nella fiamma per effetto di curiosità. Non val la pena di rifar la storia di siffatti antropomorfismi di cui abbonda la bibliografia biologica. La biologia può benissimo non tenerne conto, come la fisica moderna non tien conto del fatto, che i selvaggi spiegano la locomotiva col supporre che un cavallo ci stia nascosto dentro. La biologia dovrebbe invece studiare sistematicamente i diversi animali in quanto riguarda l'esistenza della memoria associativa. I risultati complessivi di una siffatta ricerca ci forniranno i materiali di una futura psicologia comparata.

7. La nostra interpetrazione incontra un'apparente difficoltà nel fatto, che gli stimoli che determinano in noi sensazioni di dolore, producono anche delle

reazioni in animali inferiori non dotati di memoria. Naturalmente queste reazioni sono considerate come manifestazioni d'un senso di dolore. Il verme ferito si contorce e dimena, e noi non possiamo disfarci dell'idea che quei movimenti siano espressione di un dolore intenso. Eppure W. W. Norman ha dimostrato che tale giudizio non è per nulla fondato (5,10). Egli constatò che, se si taglia in due un Lombrico, soltanto il pezzo posteriore si convelle, mentre l'anteriore continua a strisciare come se nulla fosse avvenuto. Sarebbe certamente assurdo di ammettere, che soltanto il pezzo posteriore senta dolore, mentre l'anteriore, che contiene il cervello, non abbia sensazioni simili. Se, continuando l'esperimento, tagliamo in due il pezzo posteriore, la parte anteriore si allontana strisciando tranquillamente mentre la posteriore si contorce. Lo stesso risultato otterremmo tagliando in due il pezzo situato anteriormente al primo taglio. Comunque si divida il verme, il pezzo anteriore al taglio presenta movimenti striscianti coordinati, mentre quello posteriore fa movimenti di contorsione. Non è anzi nè meno necessario tagliare in due il verme. Se solamente lo tocchiamo con la punta d'un lapis, la parte posteriore si convelle, l'anteriore s'allunga. La sola conchiusione, che ci sia lecito di trarre da questi esperimenti, è questa:

che lo stimolo del taglio produce un effetto diverso quando si propaga all'innanzi, attraverso il corpo del verme, che quando si propaga all'indietro. I movimenti non indicano che l'animale abbia sensazioni di dolore.

Osservazioni simili possono farsi su altri Anellidi. Avevo già osservato che le Planarie non manifestano dolore quando vengono tagliate trasversalmente. Il pezzo anteriore continua a strisciare o a nuotare come se nulla fosse accaduto, talora accelerando appena i suoi movimenti.

Ma anche negl'Insetti e nei Crostacei possono asportarsi pezzi del corpo senza che l' animale reagisca in maniera da far supporre l' esistenza d' un senso di dolore.

Il Janet ha osservato che si può tagliare l'addome a un'ape intenta a succhiare il miele, senza ch'essa interrompa la sua occupazione. Nel 1888 ebbi a constatare un fatto analogo in un piccolo Crostaceo, il Gammarus, durante l' accoppiamento. Si può separare dal resto dal corpo l'addome del maschio che sta sulla femmina, senza che esso abbandoni il suo posto. Infatti, se la memoria non mi falla, questi maschi senz' addome, se tolti dalla femmina, erano pronti ad afferrarne un'altra appena potevano trovarla. Il Norman ha aggiunto molte osservazioni si-

mili fatte su Insetti e su Crostacei (10). In tutte queste osservazioni vediamo che, o questi Invertebrati non reagiscono alle ferite in modo da manifestare l'esistenza d' una sensazione di dolore, o che, quando sembrano esservi siffatte reazioni, esse non ci autorizzano ad ammettere l'esistenza di tale sensazione.

Non ci dee recar meraviglia che fra i Vertebrati inferiori, sprovvisti o quasi di memoria associativa, si trovino condizioni simili.

L'Hermann e altri fisiologi asseriscono, che le reazioni dei Vertebrati inferiori, sottoposti all' azione d'una corrente ascendente, sono dovute a sensazioni di dolore, laddove la corrente discendente avrebbe un'azione calmante. Il Garrey ed io fummo condotti invece ad affermare che, nei due casi, diversi gruppi muscolari vengono messi in attività (vedi Capitolo XI.).

Per verificare l'opinione dell' Hermann, sperimentammo su larve d'Amblystoma, cui era stato reciso il midollo spinale fra il capo e la coda, e potemmo constatare che, durante la corrente ascendente, soltanto l'estremo codale mostrava le reazioni caratteristiche, che Hermann e gli altri hanno considerate come espressione di dolore. Va notato ancora che, quando per la prima volta forono osservati i movi-

menti che seguono la stimolazione dei canali semicircolari, essi furono creduti da alcuni autori espressione di sensazioni dolorose.

Il Norman osservò che gli Squali e i Pleuronettidi non reagiscono in alcuna maniera alle più gravi operazioni, come ad esempio quella di mettere allo scoperto i canali semicircolari, sempre che non sia compromessa la respirazione (10). Appena veniva interrotto l'afflusso dell'acqua alla bocca, essi facevano movimenti violenti, caratteristici dell'asfissia incipiente e che nulla hanno in comune con gli atti coscienti. Gli Squali e i Pleuronettidi appartengono a quella classe di Vertebrati che non posseggono in modo evidente memoria associativa.

Mi sembra dunque, che le nostre nozioni intorno alle sensazioni dolorose degli animali non contraddicano punto la mia opinione sui limiti della memoria associativa o coscienza dei metafisici.

Naturalmente io non spero di convincere i sentimentalisti e i darwiniani. I primi diranno che il loro « sentimento » li avverte che un Lombrico può aver sensazioni di dolore. A costoro risponderò soltanto che essi sono tenuti a dimostrare quanto asseriscono. Se qualcuno afferma che esiste nell' aria un Vertebrato aeriforme, egli dovrà indiscutibilmente fornire la prova della sua asserzione, e non rientra

nel dovere di tutti gli altri scienziati di dimostrare che non è così. Altrimenti noi risicheremmo di sciupare tutta la nostra vita a confutar le affermazioni del primo pazzo o del primo impostore venuto. I darwiniani, dal canto loro, metteranno in dubbio, che la sensazione del dolore, come qualsiasi carattere determinato, possa comparire in certe forme senza esistere (sia pure rudimentalmente) in tutto il regno animale. A costoro risponderò nel prossimo capitolo (p. 303).

8. Alla fine del capitolo sugl'istinti dicemmo che negli animali dotati di memoria associativa le reazioni istintive possono essere modificate o complicate dall'influenza delle associazioni. Quest'influenza può essere tale da limitare o sopprimere addirittura gl'istinti. L'educazione e l'esperienza riempiono la memoria dell'uomo d'un certo numero d'associazioni che possono inibire ogni movimento riflesso o istintivo. Queste associazioni inibitorie sono fino a un certo punto necessarie per la conservazione della vita individuale. È inoltre necessario di munire il fanciullo di associazioni, che valgano ad impedire la « dissipazione », cioè il dedicarsi a uno o a pochi istinti a detrimento degli altri. La massima felicità della vita può ottenersi soltanto mantenendo tutti gl' istinti, incluso quello del lavoro, a un *optimum* d'intensità.

Ma se è certo che l'individuo possa rovinare o diminuire il valore della propria vita con lo sviluppo unilaterale dei suoi istinti, cioè dandosi a una vita dissipata; è anche vero che le condizioni economiche e sociali possono rovinare o diminuire il valore della vita di un gran numero d' individui 1).

Sebbene noi non riconosciamo un libero arbitrio metafisico, non vogliamo punto negare la responsabilità personale. Noi possiamo riempire la memoria della giovane generazione con siffatte associazioni da

1) È vero, senza dubbio, che nel presente stato sociale ed economico più del novanta per cento degli uomini menano un'esistenza il cui valore sta molto al di sotto di quello che potrebb'essere. Essi sono costretti dal bisogno a sacrificare una quantità d'istinti, specie il più prezioso fra tutti, quello del lavoro, affin di soddisfare al più basso e più imperioso, quello della fame. Se coloro i quali accumulano grandi ricchezze riescissero in qualche modo a intensificare la propria vita con la loro abbondanza, potrebb'essere forse anche ragionevole di lasciar soffrire molti onde ottenere alcuni pochi casi di vera felicità. Ma per aumentare la felicità serve soltanto quella quantità di ricchezza che può essere adoperata a sviluppare armonicamente e a soddisfare gl'istinti ereditarii. E per questo scopo il necessario è relativamente poco. Il superfluo non serve all'uomo, come non gli serve l' eccesso d'ossigeno dell'aria.

In realtà la sola vera soddisfazione che un arcimilionario possa cavare dall'accrescere la propria fortuna, è la soddisfazione dell'istinto del lavoro, o il piacere che accompagna una manifestazione d' energia bene spesa. Lo studioso si procura una tal soddisfazione senza diminuire il valore dell'esistenza dei suoi simili e lo stesso dovrebb'essere per l'uomo d'affari.

impedire i traviamenti o la dissipazione. Se in un essere umano mancano siffatte associazioni, ciò indica una deficienza organica o una educazione insufficiente, di cui talora sono responsabili i genitori, ma, nella maggioranza dei casi, le nostre attuali condizioni sociali.

La punizione è forse giustificabile in quanto può portare con sè associazioni inibitorie o rinforzare le associazioni inibitorie nei più deboli membri della società. Ma perchè le inibizioni riescano efficaci, esse debbono esser coltivate nell'età giovanile; chè quando si applica il codice penale è per lo più già troppo tardi per poter sperare in un qualsiasi durevole beneficio. La crudeltà del codice penale e la tendenza a esagerare le pene sono indizi sicuri di bassa civiltà e di un sistema educativo imperfetto.

Bibliografia.

1. Mach, E. *Contributions to the Analysis of the Sensations.* The Open Court Publishing Co., Chicago. 1897.

2. Loeb, J. *Beiträge zur Gehirnphysiologie der Würmer.* In *Pflüger's Archiv.* Bd. LVI., 1894. *Zur Psychologie und Physiologie der Aktinien.* In *Pflüger's Archiv,* Bd. LIX., 1896. *Zur Theorie der physiologischen Licht- und Schwerkraftwirkungen.* In *Pflüger's Archiv,* Bd. LXVI., 1897.

3. Loeb, J. *Weitere Bemerkungen über den Heliotropismus der Thiere und seine Uebereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen.* In *Plüger's Archiv,* Bd. XLVII.

4. BETHE, A. *Dürfen wir den Ameisen und den Bienen psychisehe Qualitäten zuschreiben?* In *Pflüger's Archiv*, Bd. LXX., 1898.

5. NORMAN, W. W. *Dürfen wir aus den Reactionen niederer Thiere auf Schmerzempfindungen derselben schliessen?* In *Pflüger's Archiv*, Bd. LXVII., 1897.

6. MÜNSTERBERG, H. *Die Willenshandlung*. Freiburg 1888.

7. PECKHAM, G. W. and E. G. *On the Instincts and Habits of the Solitary Wasps*. In *Wisconsin Geological and Natural History Survey*, 1898.

8. WASMANN, E. *Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen*. In *Zoologica*, vol. XI., 1899.

9. v. BUTTEL-REEPEN. *Sind die Bienen Reflexmaschinen?* In *Biologisches Centralblatt*, vol. XX., 1900.

10. NORMAN, W. W. *Do the Reactions of the Lower Animals against Injury Indicate Pain-Sensations?* In *The American Journ. of Physiology*, vol. III., 1900.

11. MACH. E. *Die Analyse der Empfindungen und das Verhältniss des Physischen zum Psychischen*. Jena, 1900.

12. JAMES, W. *The Principles of Psychology*. New-York 1890.

CAPITOLO XVI.

GLI EMISFERI CEREBRALI E LA MEMORIA ASSOCIATIVA.

1. I risultati degli esperimenti fatti sugli animali superiori confermano l'opinione che la coscienza sia soltanto un'espressione metafisica per i fenomeni determinati dai meccanismi della memoria associativa. L'estirpazione degli emisferi cerebrali produce la perdita completa della memoria associativa. Dopo l'operazione nulla rimane che si possa dai metafisici interpetrare come un fenomeno di coscienza.

Se si estirpano gli emisferi cerebrali d'una *Rana esculenta* o *temporaria*, la rana nel complesso sembra immutata, come ha dimostrato con ogni evidenza lo Schrader (1). Una rana in tali condizioni acchiappa le mosche, si sotterra nel fango al sopraggiungere della stagione fredda, e cambia il suo domicilio dalla terra all'acqua come una rana normale. Ma nessuno di questi processi è una funzione della memoria associativa; essi sono tutti dovuti a meccanismi ereditarii. Dobbiamo credere che la rana non possegga memoria associativa, oppure che questa sia così

insignificante da non avere alcuna influenza sulla condotta della rana. Così si spiega come la perdita degli emisferi cerebrali, che produce un così gran cambiamento nella personalità d'un animale superiore, abbia un effetto così minimo sulla rana. Negli Squali, nulla dimostra l'esistenza di memoria associativa, sia nelle abitudini che nelle reazioni degli animali normali. La massima parte delle loro reazioni consistono in riflessi segmentali ereditarii. Epperò vediamo che essi mostrano lievissimi cambiamenti dopo l'estirpazione degli emisferi cerebrali, perchè, malgrado la perdita subìta, conservano i riflessi segmentali.

Sarebbe erroneo credere che la perdita degli emisferi cerebrali non abbia alcun' influenza sull' animale. Un certo effetto si fa sentire sui riflessi segmentali. La Nereis non possiede memoria associativa, ma tuttavia manifesta una certa mancanza d' inibizione dopo aver perduto il ganglio sopraesofageo (v. Capitolo VI.). Qualche cosa di simile si verifica nei Vertebrati inferiori cui si tolgono gli emisferi cerebrali. Nei Colubri (bisce), p. es., tutti i riflessi segmentali restano intatti dopo la perdita degli emisferi cerebrali. Ma lo Schrader ebbe a constatare che questi animali non manifestano più nessuna « paura »; non era possibile spaventarli, sebbene tutti i riflessi ottici funzionassero normalmente (2). Dobbiamo con-

chiudere da ciò, che gli effetti degli stimoli, che si propagano dal segmento ottico al sistema nervoso centrale sono diversi, finchè esistono gli emisferi cerebrali, da quelli che si manifestano in assenza di tali organi 1).

Qualche cosa d'analogo avviene anche nella Rana. Il Goltz ha trovato che una rana priva di emisferi cerebrali si presta meglio alla dimostrazione dei riflessi che non una rana con gli emisferi. Se si tocca la pelle del dorso d'una rana normale, questa talora gracida, ma non sempre. Ora, il Goltz fece vedere che il riflesso vocale non manca mai, invece, nelle rane cui si sono asportati gli emisferi cerebrali (3).

Però, nella rana normale, se si tocca la pelle del dorso, si provoca, inoltre, un altro riflesso: la rana manifesta una tendenza a saltar via. Tanto la rana normale, quanto quella privata di emisferi cerebrali, è un animale a riflessi — cioè un animale le cui reazioni sono principalmente dei riflessi segmentali. Ma v'è una differenza fra le due: nell'animale normale lo

1) L'A. asserisce che, in questi esperimenti dello Schrader sulle bisce, i riflessi ottici persistevano, mentre lo Schrader dice invece esplicitamente il contrario: « Sul potere visivo delle bisce scerebrate non posso dir nulla, perchè i miei animali a causa delle lesioni dei nervi ottici erano ciechi » (l. cit. p. 75). E nasce, naturalmente, il sospetto che l'assenza di « paura » fosse dovuto appunto alla cecità. (N. d. T.)

stesso stimolo può provocare più d'un singolo riflesso e questo fatto rende più complesse e capricciose le reazioni dell'animale. D'altra parte, gli emisferi cerebrali possono anche limitare l'azione dei riflessi segmentali. Il riflesso abbrancatorio del maschio della rana nell'atto della copula è un riflesso segmentale dei segmenti delle braccia proprio del periodo degli amori. Sembra che le sostanze germinali lo determinino, dappoichè non se ne può constatare l'esistenza negli animali castrati prima dell'epoca della fregola. Orbene i maschi che sono stati privati degli emisferi cerebrali, sono molto più indifferenti nella scelta dell'oggetto da abbracciare quando sono in fregola, di quelli che hanno gli emisferi.

2. Negli Uccelli le cose stanno diversamente. Dobbiamo allo Schrader una ricerca esatta e, sotto molti riguardi, classica, intorno agli effetti dell'estirpazione degli emisferi cerebrali negli Uccelli (4). L'opera sua, l'articolo del Goltz sul Cane senza emisferi cerebrali e quello del Goltz e Ewald sul Cane con midollo spinale accorciato, sono fra le migliori contribuzioni alla fisiologia del sistema nervoso centrale. Prima di queste pubblicazioni era ritenuto come dogma (ed è tuttora in molti trattati), che gli animali senza emisferi cerebrali non possano muoversi spontaneamente. La responsabilità di tale affermazione spetta al Flou-

rens. Lo Schrader fu il primo a negarla per quel che concerne la rana, e riescì poi a negarla anche per gli Uccelli. « Nessuno degli animali tenuti in osservazione (colombi) mostrò uno stato di sonnolenza per più di tre o quattro giorni (dopo l' estirpazione degli emisferi cerebrali). Secondo Rolando e Flourens, gli animali che hanno subìto tale operazione rimangono completamente immobili, a meno che non si applichino certi stimoli sulla loro pelle. Dapprincipio ciò è vero. I colombi rimangono inpiedi, al posto dove si trovano, con le penne arruffate, il capo retratto, gli occhi chiusi e, spesso, su di una gamba. Talvolta essi si scotono, nettano le penne col becco, si stirano sonnacchiosamente e, nel defecare , muovono qualche passo. Se si lasciano tranquilli, null'altro si osserva. Se vengono lanciati in aria, volano in giù diagonalmente, urtano contro gli ostacoli e cadono, più che posarsi, sul suolo, dove ripiombano subito nel loro stato di stupore. Se si stimola la pelle, fanno qualche passo, ma, così facendo, accade loro di urtare qua e là » (Schrader, loc. cit.).

La differenza tra le osservazioni del Flourens e quelle dello Schrader sta in ciò, che il primo ritenne tale stato come permanente, laddove lo Schrader dimostrò che esso dura soltanto per pochi giorni, ossia finchè l' « effetto di *choc* » dell' operazione non sia

passato. Si potrebbe obiettare che lo Schrader non aveva forse asportato interamente gli emisferi, ma questo dubbio non è lecito, perchè gli esperimenti dello Schrader sono veri modelli di tecnica operatoria. La contraddizione fra le affermazioni dei due autori è dovuta al fatto, così frequente nella fisiologia del cervello, che gli effetti secondarii dell'operazione, in un caso, furono lievi; nell'altro, considerevoli, o che uno sperimentatore si lasciò guidare dai disturbi più gravi, l'altro dai più leggeri. Quest'ultimo metodo è il solo attendibile nella fisiologia del cervello, perchè i disturbi prodotti dalla perdita d'una parte del cervello vengono accompagnati dagli effetti dello *choc* su tutto il rimanente sistema nervoso centrale, i quali alterano notevolmente la sintomatologia. Gli esperimenti dello Schrader sono tecnicamente perfetti; ma non può dirsi lo stesso di quelli del Flourens, come già ebbe inutilmente a rilevare quell'eccellente sperimentatore che fu il Magendie.

Negli esperimenti dello Schrader, pochi giorni dopo l'operazione, *la spontaneità dei movimenti non soltanto ritorna, ma si manifesta anche maggiore. L'animale vaga qua e là nelle stanze senza posa quasi tutto il giorno*. Esso non è cieco, perchè i suoi movimenti sono determinati dalle impressioni visive, e, come la rana priva di emisferi, sa evi-

tare gli ostacoli. « Vetri di finestre polverosi, campane di vetro trasparenti, posti sul loro cammino, erano evitati altrettanto bene come le seggiole e i piedi delle tavole o assi di diversi colori ». È chiaro, che le percezioni ottiche spaziali perdurano, anche quando gli emisferi cerebrali (e con essi la memoria associativa) sono completamente scomparsi. Se un colombo in tali condizioni vien messo in una posizione incomoda, esso vola in un altro posto eseguendo movimenti perfettamente coordinati. Lo Schrader ci dà la descrizione seguente : « Noi collochiamo il nostro colombo sul tappo d' una grande bottiglia ricoperto di panno. Il tappo è abbastanza grande da permettere all'animale di starvi sui suoi due piedi e vien posto nel mezzo d'una grande stanza vota, in maniera che il colombo si trovi a uno o due metri dal suolo. Per qualche minuto il colombo se ne sta col capo retratto, le penne arruffate, in uno stato di sonno o d'inibizione; poi si scote e comincia a girare su sè stesso guardandosi attorno; finalmente s'arresta e con un certo sforzo guarda in giù come se volesse misurare l'altezza a cui si trova. Poi si accinge a volar giù, s'arresta daccapo, fa ancora uno o due giri, e torna a fissare la sua attenzione sul pavimento. Queste manovre durano per un tempo più o meno lungo, ma finalmente il colombo si la-

scia andar giù volando in una leggera curva e si va a posare agevolmente a terra. Se alla stessa altezza della bottiglia, alla distanza d'uno o due metri, si mette un posatoio orizzontale, il colombo va a posarvisi senza esitazione e vi rimane. Se invece d'una sbarra si adopera una seggiola, il colombo si posa sulla spalliera (4). Questi esperimenti denotano che questi colombi sono capaci anche di misurare le distanze per mezzo di impressioni visive.

L'osservazione dello Schrader è anche importante per la soluzione del problema intorno alla natura delle sensazioni spaziali; se cioè esse siano, come fra gli altri vuole l'Helmholtz, solamente dovute alla memoria, oppure determinate da condizioni anatomiche ereditarie, come per esempio sostiene il Hering. È questa un'importantissima questione per lo studio ulteriore dei meccanismi cerebrali, epperò l'accenno di sfuggita. Si è creduto che le sensazioni spaziali siano acquisite perchè il neonato non mostra subito indizi di orientazione nello spazio. Ma non si è posto mente al fatto che il bambino appena nato non è completo nella sua organizzazione; che, cioè, alcune strutture si completano solamente nel primo anno o anche più tardi. Lo stesso errore fu commesso per quel che riguarda la deambulazione. Si suppone che il fanciullo impari a camminare.

Questo errore si sarebbe evitato sol che si fosse pensato che il pulcino cammina appena è fuori dell'ovo, se i fisiologi avessero saputo più presto apprezzare il valore della fisiologia comparata.

La differenza fra il pulcino e l'uomo appena nato sta in ciò, che quello possiede un'organizzazione più completa quando esce dell'ovo. Il fanciullo può cominciare a camminare soltanto quando i suoi nervi e i suoi muscoli hanno acquistato il grado di sviluppo voluto. Lo stesso avviene per le percezioni visive spaziali. Il pulcino appena sgusciato ha percezioni visive, poich'egli becca in punti che differiscono dal resto del suolo per colore e intensità luminosa. Esso non impara questa reazione, come una pianta non impara le sue reazioni eliotropiche; nè il pulcino nè il fanciullo poppante debbono imparare le reazioni spaziali. Esse si manifestano « spontaneamente » appena il poppante ha raggiunto lo sviluppo voluto. Questa interpetrazione cui ci conduce necessariamente la fisiologia comparata, è avvalorata molto efficacemente dall' osservazione dello Schrader (e da quelle di altri che lo precedettero, fra cui il Longet) che le percezioni spaziali visive perdurano negli uccelli dopo l'asportazione degli emisferi cerebrali. Che ciò valga per gli uccelli, ma non per i mammiferi sembra non potersi ammettere dopo le

affermazioni del Christiani riguardanti i conigli. Il fatto che le reazioni spaziali possano venir modificate dalla memoria, come indica l'esser noi capaci, per esempio, d' « imparare » a raderci davanti a uno specchio, o d' « imparare » a prendere un oggetto guardando attraverso lenti prismatiche, non contraddice a questa interpetrazione così come le complicate evoluzioni che impariamo ad eseguire nel ballo non contraddicono al fatto che la deambulazione normale non dipende dalla memoria. A favore della nostra tesi, che quelle facoltà cioè sieno innate, sta anche il fatto che i movimenti progressivi coordinati sul tavolo girante avvengono nella direzione del piano di rotazione e quelli prodotti da una corrente galvanica avvengono nella direzione delle linee di corrente. Torniamo ora agli esperimenti dello Schrader. Il colombo, che, come dicemmo dianzi, gira nella stanza durante tutto il giorno, dorme poi la notte. Il sonno non ha nulla da fare con la coscienza e con la memoria, poichè esso si verifica anche nelle piante. Non è pertanto sorprendente che l'animale privo di emisferi cerebrali presenti lo stato di veglia e quello di sonno.

Ma fra il maschio normale del colombo e quello che ha perduto gli emisferi cerebrali si nota una gran differenza nei fatti seguenti : durante l'epoca degli

amori il maschio va tubando attorno alla femmina, ma se si mette una femmina davanti a un maschio tubante privo di emisferi, esso rimane indifferente. Questa completa assenza di memoria è la differenza principale fra un animale senza cervello e un animale normale. « Pel primo, qualunque oggetto rappresenta semplicemente una massa nello spazio; esso si scosta da ogni altro colombo oppure cerca di saltarci su, come se si trattasse d'una pietra. Tutti gli autori vanno d'accordo nell'affermare che per siffatti animali tutti gli oggetti sono simili. Essi non hanno amici o nemici e vivono solitarii, per quanto numerosa sia la compagnia in mezzo alla quale si trovano. Il languido tubare del maschio non fa sulla femmina, priva di emisferi, impressione alcuna, nè lo crosciar dei grani o il fischio che prima la facevano accorrere al luogo solito dei pasti. Nè la femmina si cura più dei suoi piccoli. Questi, quando cominciano a volare, la inseguono, gridando senza posa per esser cibati, ma è come se chiedessero cibo a una pietra » (4).

Mettendo insieme tutte le reazioni dei colombi privi di emisferi cerebrali, mi sembra si possa trarre le conchiusione, che la perdita degli emisferi porta con sè la perdita della memoria associativa. Le reazioni ereditarie perdurano, ma tutto ciò che è stato

acquistato per mezzo dell'attività mnemonica durante la vita dell'individuo, è perduto per sempre.

A porre anche meglio in evidenza la perdita della memoria che segue all' estirpazione degli emisferi cerebrali, riferiremo un'osservazione dello Schrader su di un falco. Il falco, come tutti sanno, è un buon cacciatore. Lo Schrader mise nella stessa gabbia alcuni topi e un falco cui egli aveva tolti gli emisferi. Ogni qualvolta un topo si moveva, il falco gli era sopra e lo afferrava coi suoi artigli, se il movimento avveniva nel suo campo visivo. In tali congiunture, il falco normale divora il topo, ma il falco privo d'emisferi si contentava di afferrare il topo e non faceva altro. Mancava l'attività della memoria associativa e il topo era dimenticato appena non si moveva più. Quando il falco si moveva, il topo si metteva in salvo, ma se il topo si moveva di nuovo a sua volta, il gioco ricominciava. Naturalmente ogni oggetto che veniva messo in movimento era afferrato similmente dal falco. Falco e topi rimasero insieme finchè un giorno un topo divorò il dorso del falco ancor vivo, il quale, avendo perduta la memoria, si trovava senza difesa (2).

Un disturbo indipendente dalla perdita della memoria si manifesta negli animali cui è stato estirpato il cervello, cioè, l'impossibilità ad alimentarsi da sè.

Nelle rane e, secondo le osservazioni dello Steiner, anche nei Pesci (5), la capacità a prendere da sè il cibo perdura anche dopo l'asportazione degli emisferi; ma gli Uccelli privi di emisferi muoiono d'inedia se non vengono cibati. Lo Schrader venne alla conchiusione che ciò dipende da un disturbo dell'innervazione motoria, che li rende incapaci d'ingoiare un chicco collocato nella parte anteriore del becco; perchè il chicco venga ingoiato, lo si deve mettere molto indietro verso la gola. Questi fatti ci permettono, io credo, di fare un passo più innanzi dello Schrader e conchiudere che, in questo caso, è diminuita la tensione di certi gruppi muscolari necessari per la presa dell'alimento. Incontreremo altri esempi di questa diminuzione della tensione di certi muscoli dopo la lesione degli emisferi cerebrali. Questa diminuzione della tensione muscolare è però un effetto secondario dell'operazione sui rimanenti tratti segmentali del sistema nervoso centrale e non è dovuta alla perdita del cervello. È molto probabile anche, che se si continueranno gli esperimenti dello Schrader sugli Uccelli, se ne troveranno alcuni nei quali non si manifesteranno disturbi nella presa dell'alimento.

3. Il Goltz ha tentato con successo l'ardito esperimento di togliere completamente i due emisferi ce-

rebrali ad un cane e conservare l'animale in vita non soltanto per qualche mese, ma per anni interi (6). I risultati di questo esperimeno sono, in poche parole, i seguenti: nei cani così operati mancano per sempre tutte le reazioni in cui entra in gioco la memoria associativa, mentre le reazioni semplici, dovute soltanto a condizioni ereditarie, rimangono inalterate come nei colombi e in altri animali.

Il cane privo di emisferi dorme e si sveglia, si muove spontaneamente, cioè senza un visibile stimolo esterno; il solo fatto anormale è la sua eccessiva irrequietezza. Quando il cane non dormiva, esso si moveva senza posa nella sua gabbia, e ciò forse dà ragione della tendenza a dimagrare degli animali operati. Questi cani, nell'atto dell'emissione dell'orina e in quello della defecazione, assumevano le posizioni proprie dei cani normali. Le reazioni agli stimoli sensorii erano normali, semprechè non fosse necessaria la memoria associativa. La carne e il latte erano presi con piacere, ma venivano rigettati se resi amari con chinino. Il cane mugolava e mordeva se gli si pizzicava la zampa. Se si metteva una zampa in acqua fredda, il cane subito la ritirava. Se una zampa era offesa, il cane poteva camminare a tre gambe. Se dormiva, si svegliava al suono d'un corno suonato nella stanza attigua. Se lo si teneva in

una stanza oscura, chiudeva gli occhi quando poi una luce intensa lo colpiva. Appariva più sveglio e irrequieto quando aveva fame e più tranquillo dopo i pasti. Nell' alimentarsi il cane senza emisferi era più normale dei colombi dello Schrader; perchè mangiasse bastava tenergli il piatto sotto il muso, così che il naso venisse a contatto col cibo.

L' esistenza di disturbi motori, per cui questi cani non evitano gli ostacoli e sembrano ciechi, deve riguardarsi come effetto dello *choc* sui segmenti brachiali e ottici, in conseguenza dell'operazione. Il cane poteva abbaiare e guaire. Ma ogni atto che richiedesse memoria associativa era divenuto impossibile. Il cane non sapeva cercare il cibo, non riconosceva il padrone nè i compagni; udiva, ma non sapeva distinguere le voci di rimprovero da quelle carezzevoli; non poteva in nessun modo togliersi da una posizione incomoda. Il periodo di calore non si manifestava più. Gli effetti sono simili a quelli ottenuti sui colombi, con questa differenza, che gli effetti secondarii dell'operazione sulle altre parti del sistema nervoso centrale sono più forti nei cani. Ciò può dipendere da cause puramente tecniche o anatomiche o anche da una maggiore suscettibilità del sistema nervoso centrale dei cani. A questo proposito va notato che le emorragie cerebrali sono spesso accompagnate nell' uomo

da paralisi completa degli arti, ciò che non accade mai nei cani.

Il fatto che negli animali, i quali allo stato normale non posseggono memoria, la perdita degli emisferi produce lievi disturbi, e l'altro, che gli animali dotati di memoria la perdono quando sono distrutti i loro emisferi cerebrali, stanno a provare che gli emisferi sono l'organo essenziale per i fenomeni della memoria associativa.

4. Molti anni or sono, lo Pflüger emise l'opinione che in un animale privo di cervello persiste la coscienza (7). Questo egli conchiudeva dalle reazioni di animali decapitati. Se la coda d'un'anguilla decapitata viene lievemente strofinata da un lato, essa si accosta al dito, ma se la si tocca con un fiammifero acceso, si scosta. Da queste e da consimili osservazioni, che sono certamente esatte, lo Pflüger conchiuse che vi è una coscienza nel midollo spinale. La sua affermazione suscitò una vivace discussione. I suoi oppositori non potettero confutare completamente i suoi argomenti, ma altri ne proposero per dimostrare che il midollo spinale non possiede coscienza. A questo proposito, meritano speciale menzione gl'ingegnosi esperimenti del Goltz (3). Essi dimostrano che la rana decapitata non può cambiare una posizione incomoda. Una rana accecata, ma

normale nel resto, e una rana priva di emisferi cerebrali furono messe insieme in una vasca piena d'acqua, la quale venne a poco a poco riscaldata. Quando la temperatura dell'acqua cominciò ad elevarsi, la rana ceca divenne inquieta, si mise a saltare in qua e in là e cercò di uscire dalla vasca. La rana priva di emisferi, invece, restò tranquilla e il calore la irrigidì nell' attitudine che aveva presa quando era stata messa nella vasca. Ciò parla contro l'esistenza d'una coscienza spinale. Ma poichè così non veniva dimostrato direttamente l' errore delle conchiusioni dello Pflüger, le opinioni rimasero divise. Io credo che ora ci troviamo in grado di dimostrare, che le osservazioni dello Pflüger non soltanto permettono, ma richiedono una spiegazione interamente diversa, e che erroneamente sono ritenute come criterio per l'esistenza di coscienza. L'esperimento con la coda dell'anguilla è un caso di tropismo. L'anguilla è positivamente stereotropica; essa è costretta a mettere ogni parte del suo corpo, per quanto è possibile, a contatto di corpi solidi, come la Nereis, molti Insetti, gli stoloni degl'Idroidi, e le radici di molte piante. Essa vive principalmente nelle spaccature delle rocce. La coscienza c' entra tanto quanto nell'approfondarsi d'una radice nel suolo. Lo stereotropismo esiste in ogni segmento dell' anguilla, e se si tocca un lato

del corpo con un dito, ne segue un incurvamento stereotropico verso il dito. Lo strofinìo rappresenta uno stimolo che fa aumentare la tensione dei muscoli del lato stimolato. Ma mentre l'anguilla è positivamente stereotropica, essa non è anche positivamente termotropica. L' applicazione d'un corpo scottante produce rilasciamento dei muscoli verso quel lato, 1) per modo, che il corpo vien mosso dal lato opposto.

La coscienza, anche in questo caso, non c' entra, come non c'entra nei tropismi delle piante.

Tutta la discussione sull'« anima spinale » era inutile e si sarebbe potuta evitare se lo Pflüger si fosse accorto che quei fenomeni, che i metafisici chiamano coscienza, sono una funzione del meccanismo della memoria associativa. In tal caso il quesito sarebbe stato, se l'animale decapitato possegga ancora memoria associativa, o se invece le sue reazioni sieno dovute a strutture e irritabilità ereditarie. Con l'aiuto della fisiologia comparata si sarebbe veduto, che tutte le reazioni di un animale in quelle condizioni si ritrovano nelle specie, che non sono dotate di memo-

---

1) Se lo Pflüger avesse sperimentato su serpenti decapitati, egli avrebbe ottenuto risultati diversi. L'Exner afferma che questi animali comprimono il loro corpo tanto contro un carbone rovente, quanto contro un dito.

ria associativa. I meccanismi che permettono la memoria associativa nei Vertebrati sembrano aver sede negli emisferi cerebrali. Negl' Invertebrati li troveremo probabilmente nel ganglio sopraesofageo.

5. La psiche spinale non è il solo caso in cui vediamo i biologi fuorviati per aver voluto accogliere ciecamente nozioni metafisiche. Un altro errore, forse più generale, è la supposizione, che la coscienza esista in tutti gli animali e si trovi anche, a un certo grado, nell'ovo. Molti trovano inammissibile che qualche cosa come la coscienza o l'anima entri d'un tratto nel corpo a un certo stadio dello sviluppo embrionale. E quel ch'essi ritengono esser vero per lo sviluppo ontogenetico, lo ammettono anche per l' evoluzione filogenetica e sono perciò condotti a credere che ogni animale sia dotato di coscienza. Tutte queste speculazioni cadono se ci liberiamo dalle influenze metafisiche e acquistiamo la convinzione che coscienza o anima sono termini usati dai metafisici per indicare fenomeni di memoria associativa, e che questa è dovuta a un meccanismo fisico, che dev'essere molto precisamente costrutto, come, per esempio, l'apparecchio diottrico del nostro occhio. Io credo che nessuno vorrà sostenere che tutti gli animali debbano possedere un apparecchio, che riunisca i raggi che provengono da un punto luminoso in una immagine del

punto alla superficie del corpo, sol perchè *certi* animali posseggono un apparecchio siffatto. E credo ancora che gli stessi biologi metafisici non vadano fino a sostenere che quest'apparecchio diottrico esista già fin nell'ovo umano, e che questo sia già capace di percezioni visive spaziali, sembrando assurdo che tali percezioni dovessero cominciare a una data epoca dello sviluppo embrionale o post-embrionale. Eppure per i fenomeni psichici la cosa non è punto diversa, se arriviamo a persuaderci che noi diciamo psichiche, con una espressione metafisica, le funzioni della memoria associativa. Come il nostro apparecchio diottrico non può cominciare a funzionare se non quando l'occhio ha raggiunto un certo grado di sviluppo, così il meccanismo della memoria associativa può cominciare a funzionare solo quando il cervello ha raggiunto un certo grado di sviluppo. E come solamente *alcuni dati* animali sono provvisti d' un apparecchio per le percezioni visive spaziali, così pure solamente *alcuni dati* animali posseggono il meccanismo necessario per la memoria associativa 1). È tempo ormai di convincerci, che certi fenomeni dello

---

1) Queste considerazioni valgono anche a debellare il concetto della coscienza delle piante o quello anche più barbaro della coscienza delle molecole e degli atomi.

sviluppo embrionale non sono processi continui, ma nettamente discontinui. Questo ci appare per vero meno facilmente, se limitiamo il nostro studio dell'organismo ai metodi delle sezioni e delle colorazioni, ma diventa evidentissimo quando ci serviamo anche di qualche metodo fisiologico. Una soluzione $\frac{5}{8}$ N di puro cloruro di sodio riesce molto nociva alle uova del Fundulus nelle prime dodici ore dello sviluppo. Più tardi questa soluzione riesce certamente meno dannosa. Vi è dunque una discontinuità nelle condizioni fisiche o chimiche di quell'embrione dopo circa dodici ore dalla fecondazione. Un'altra discontinuità ci appare in rapporto alla circolazione. Prima che questa cominci, una soluzione $\frac{5}{8}$ N di cloruro di potassio non riesce più nociva, per l'embrione del Fundulus, d'una soluzione $\frac{5}{8}$ N di cloruro di sodio. Ma appena il cuore comincia a battere, la soluzione di cloruro di potassio diventa molto più venefica di quella di cloruro di sodio. Simile discontinuità ci sarà dato constatare se sperimentiamo gli effetti della mancanza d'ossigeno: quando comincia la circolazione, l'embrione di Fundulus diviene subitamente molto più sensibile alla mancanza d'ossigeno I cambiamenti funzionali nell'embrione stesso sono subitanei e non graduali o continui. Le pulsazioni del cuore, per esempio, cominciano a un dato momento,

tutt'a un tratto, quando un certo stadio dello sviluppo è raggiunto.

L'idea d'uno sviluppo uniforme, continuo, non si accorda con le qualità fisiche generali del protoplasma o delle sostanze colloidi. I colloidi del nostro protoplasma posseggono punti critici. Se aumenta la pressione d'un gas, al disotto d'una certa temperatura, il gas, a un dato punto critico, diventa liquido. I colloidi cambiano molto facilmente di stato, per le più diverse cause: temperatura, ioni, enzimi. Un siffatto materiale si presta molto bene a serie discontinue di cambiamenti, laddove si deve escludere uno sviluppo graduale continuo, quale lo ammettono molti darwinisti.

Noi siamo bensì disposti a concedere che la memoria associativa presenti gradi di sviluppo diversi o diversa perfezione in diversi animali. Le differenze stanno principalmente nella capacità e nella risonanza. Per differenza di capacità voglio intendere una differenza nel numero di associazioni di cui è capace il cervello; per differenza di risonanza la facilità più o meno grande con cui si producono le associazioni. È necessario, per esempio, nel caso di un grande complesso di sensazioni, che le immagini mnemoniche corrispondenti a taluni costituenti del complesso siano facilmente riprodotte, e, nel caso d'una sensa-

zione molto elementare, dovrebbero riprodursi più ampie immagini mnemoniche, di cui quella sensazione faccia parte. La risonanza è forse la qualità più importante sempre che la capacità non sia al disotto della media. L'uomo intelligente differisce dall'uomo stupido, fra l'altro, per la facilità con cui, grazie alla memoria associativa, egli può fare l'analisi o la sintesi di complessi di sensazioni: in altri termini, nell'uomo tardo o stupido vengono associate solamente quelle immagini della memoria, le quali erano prima in rapporto con l'intero complesso stimolativo; mentre nelle persone d'ingegno pronto e vivace, si producono anche complessi mnemonici associativi i quali stanno in rapporto con singoli elementi del complesso stimolativo.

6. Da quel che s'è detto risulta chiaro che la massa assoluta del cervello non può essere il fattore principale dell'intelligenza (10). In varie razze di cani, per esempio, il cervello varia nella stessa proporzione del peso del corpo. Vi sono però cani di razze piccole più intelligenti di grossi cani. Ne consegue anche che il rapporto fra l'attività mentale e il metabolismo del sistema nervoso centrale è del tutto diverso da quello fra attività muscolare e metabolismo del muscolo. L'attività dei muscoli è proporzionale alla loro massa e presso a poco lo stesso può forse

dirsi delle glandule. I risultati delle pesate di cervelli umani ci hanno dimostrato in maniera sicura, che la massa cerebrale, ove non sia inferiore a un certo minimo, non ha alcuna influenza sul grado dell'intelligenza. Gli stessi fatti dimostrano, che il numero delle cellule ganglionari non ha nessun rapporto diretto col grado dell' intelligenza. Un cane piccolo ha minor numero di cellule ganglionari di uno grosso, dappoichè la grandezza delle cellule varia relativamente poco nei cani col variar del volume del corpo.

Lo Speck, che ha richiamato l'attenzione su tali differenze fra muscoli e cervello (8), ha fatta anche un'altra importante scoperta; che, cioè, in mancanza d'ossigeno la memoria associativa è la prima a scomparire. Egli inalava aria deficiente d'ossigeno da un gassometro e contava durante l'esperimento. Subito che la pressione parziale dell'ossigeno dell'aria scendeva al disotto dell'8 $^0/_0$ di atmosfera, egli dimenticava di contare e poi veniva meno, sebbene le altre funzioni dell'organismo non palesassero nessun cambiamento. Lo Speck conchiuse da ciò che gli emisferi cerebrali sono le parti più sensibili alla mancanza del l'ossigeno. Non è assolutamente necessario conchiudere per questo che gli emisferi abbiano un metabolismo relativamente più intenso di quello di tutti gli altri organi. Può darsi che la mancanza dell'ossigeno af-

fetti le proprietà fisiche dei colloidi del cervello in maniera da rendere impossibile il funzionamento dei meccanismi della memoria associativa. Io ho dimostrato che la mancanza di ossigeno produce una liquefazione delle pareti cellulari di certi organismi; e sembra essere un fatto quasi generale che la formazione di pareti cellulari solide diviene impossibile in siffatte condizioni (11). Può supporsi che la mancanza di ossigeno impedisca dei cambiamenti nello stato fisico di certi costituenti del cervello, cambiamenti necessari per la funzione mnemonica.

Alcuni fisiologi sembrano esser d'opinione che quando il cervello contiene una buona dose di sangue, il corpo gode un particolar senso di benessere. Ricordo una lezione popolare d'un enimente psichiatra, nella quale egli afferma che quando gli emisferi cerebrali contengono molto sangue, il proprietario di un tal cervello gode l'assoluta felicità (?) d'un' ubbriacatura di champagne. Questo psichiatra suppone, evidentemente, che quanto maggiore è l'afflusso di sangue al cervello, tanto meglio questo si nutrisca e che con l'aumentar della nutrizione cerebrale, aumenti di pari passo il sentimento di felicità. Fra le sostanze alimentari fornite in gran copia al cervello dalla dilatazione delle arterie, l'ossigeno occupa il primo posto. Si riteneva un tempo che l'ossigeno de-

terminasse il metabolismo, ma noi sappiamo ora con assoluta sicurezza che i processi interni dei tessuti determinano il consumo dell' ossigeno e sono processi, probabilmente, di fermentazione. Se una certa quantità d'ossigeno si trova nel cervello, l' ossigeno superfluo non ha nessun effetto; e lo stesso probabilmente vale per tutti gli altri costituenti nutritivi. In condizioni normali la quantità d'ossigeno fornita al cervello è sufficiente finchè la circolazione è normale. La nessuna influenza dell'attività mentale sul fenomeno di ossidazione, dimostrata dagli accuratissimi esperimenti dello Speck, è in armonia con questi fatti. Non dobbiamo conchiudere da ciò che l'attività cerebrale avvenga senza cambiamenti chimici, ma soltanto che i cambiamenti chimici determinati dall'attività mentale sono troppo lievi per essere riconosciuti. L'affermazione che la dilatazione dei vasi sanguiferi del cervello produca un senso di benessere non è fondata sopra nessun fatto scientificamente dimostrato.

7. Per spiegare i fenomeni associativi s'è ricorso a movimenti ameboidi delle cellule ganglionari. Per quanto riguarda i processi associativi normali, i movimenti ameboidi non possono avervi alcuna parte, perchè sono troppo lenti. Noi osserviamo migrazioni nei coni e nel pigmento della retina, ma pure

dobbiamo abbandonare, per la stessa ragione, l'idea che tali movimenti protoplasmatici entrino per nulla nelle percezioni cromatiche e spaziali.

Altri autori sostengono che le associazioni incomplete, come nei sogni, o l' interruzione delle associazioni, nel sonno profondo o di narcosi, siano dovute a un distacco parziale o completo delle cellule ganglionari per l'accorciarsi dei loro prolungamenti. Non mi pare che le osservazioni che finora possediamo in proposito provino nulla a favore di questa tesi (9, 12).

BIBLIOGRAFIA:

1. SCHRADER MAX E. G. *Zur Physiologie des Froschhirns.* In *Pflüger's Archiv,* Bd. XLI., 1887.

2. SCHRADER. *Die Stellung des Grosshirns im Reflexmechanismus.* In *Archiv für experiment. Pathologie und Pharmakologie,* Bd. XXIX., 1891.

3. GOLTZ, F. *Beiträge zur Lehre von den Nervencentren des Frosches.* Berlin 1868.

4. SCHRADER, MAX E. G. *Zur Physiologie des Vogelgehirns.* In *Pflüger's Archiv,* Bd. XLIV., 1889.

5. STEINER, J. *Die Functionen des Centralnervensystems und ihre Phylogenese.* II. Abth.: *Die Fische.* Braunschweig, 1885.

6. GOLTZ, F. *Der Hund ohne Grosshirn.* In *Pflüger's Archiv,* Bd. LI., 1892.

7. PFLUGER, E. *Die sensorischen Functionen des Rückenmarks.* Berlin, 1853.

8. SPECK. *Physiologie des menschlichen Athmens.* Leipzig 1892.

9. Duval, M. *Théorie histologique du sommeil.* In *C. R. Soc. de Biol.*, 1895.

10. Donaldson, H. H. *The Growth of the Brain.* London 1895.

11. Loeb, J. *Untersuchungen über die physiologischen Wirkungen des Sauerstoffmangels.* In *Pflüger's Archiv*, vol. LXII,, 1895.

12. Bawden, H. H. *A Digest and a Criticism of the Data upon which is Based the Theory of Amoeboid Movements of the Neuron.* In *The Journal of Comparative Neurology*, vol. X., 1900.

13. Exner, S. *Entwurf zu einer physiologischen Erklärung der psychischen Erscheinungen.* Leipzig und Wien, 1894, p. 85.

CAPITOLO XVII.

LOCALIZZAZIONI ANATOMICHE E PSICHICHE.

1. I fatti esposti nel capitolo precedente ci indicano che gli emisferi cerebrali sono organi necessari per i fenomeni della memoria associativa. Non siamo però completamente autorizzati a ritenerli come gli organi specifici di detta funzione. Può darsi, sebbene non sembri probabile, che altre parti del cervello sieno anche necessarie allo scopo. Certo è che il midollo spinale non è necessario, dappoichè gli animali, cui si recide il midollo spinale, o a cui se ne asporta la massima parte, non palesano deficienze nel processo della memoria associativa.

Gli emisferi cerebrali rappresentano un' appendice del sistema nervoso centrale segmentale. Essi sono in rapporto con alcuni almeno dei ganglii segmentali mediante speciali fibre nervose. Siccome questi diversi fasci di fibre penetrano nella corteccia cerebrale in punti diversi, è ovvio che, stimolando i vari punti della superficie della corteccia con correnti elettriche della minima intensità necessaria a produrre

una reazione, dobbiamo, ottenere effetti diversi. Se, per esempio, si fa passare una corrente d'intensità minima nel punto D (fig. 39), dove penetrano nella sostanza corticale del cervello d'un cane le fibre che vanno al segmento brachiale del midollo spinale e quelle che ne vengono, dovranno verificarsi contrazioni di certi muscoli della gamba anteriore. Se stimoliamo la regione A (fig. 39), che è in connessione con i ganglii di senso e di moto degli occhi, si produrranno movimenti di questi. È, inoltre, evidente che, se *lediamo* il punto D della corteccia cerebrale, dovremo ottenere effetti consecutivi alquanto diversi da quelli che seguiranno a una lesione del punto A. Nel primo caso dobbiamo aspettarci disturbi motori nell'uso della gamba anteriore, nel secondo disturbi visivi.

Fig. 39. Emisferi cerebrali di un cane.

A, regione ottica; D, regione brachiale; G, regione dell' arto posteriore (dal Munk).

Non dobbiamo aspettarci, naturalmente, che la distribuzione delle fibre segmentali nella corteccia se-

gua minutamente la disposizione dei ganglii nel midollo spinale. Durante il processo di sviluppo avvengono spostamenti negli elementi degli emisferi cerebrali, come si vede dal formarsi di pieghe alla superficie. È possibile che non tutti i ganglii segmentali mandino fibre direttamente agli emisferi, ed è anche possibile che alcuni ganglii sieno connessi con varii punti o regioni corticali. Dalla circostanza, che i varii fasci di fibre provenienti dai varii ganglii entrano in punti diversi della corteccia, alcuni autori hanno dedotto che vi è non soltanto una *localizzazione anatomica di fibre*, ma anche una *localizzazione psichica delle funzioni*. Essi suppongono, che le varie funzioni psichiche abbiano luogo in diverse regioni della corteccia cerebrale. La regione occipitale, dove penetrano le fibre dei ganglii segmentali del nervo ottico, vien considerata da questi autori come la sede della coscienza visiva. Nel punto D (dove arrivano o d'onde partono le fibre brachiali) si dice sia localizzata « la coscienza della gamba anteriore ». Queste supposizioni sono contraddette dai semplici fatti della memoria associativa. Nella nostra memoria si fondono processi che avvengono simultaneamente in diversi organi di senso. L'odore d'una rosa ricorda l' immagine visiva del fiore. Ciò non sarebbe possibile se i processi visivi fossero limitati

a una regione degli emisferi cerebrali; essi dovrebbero diffondersi alla regione olfattiva e viceversa. Lo stesso può dirsi di altre specie di stimolazione e delle combinazioni di più di due stimoli.

Si aggiunga, che noi ricordiamo non solamente impressioni sensitive simultanee, ma intere serie dovute a stimoli successivi di diverso carattere, sol che il primo costituente della serie si risvegli. Ciò mostra che anche gli effetti postumi d' uno stimolo debbono diffondersi a tutti gli emisferi cerebrali, affinchè possano fondersi con i processi successivi che avvengono nel cervello. Sembra dunque chiaro che l'ipotesi d'una localizzazione delle funzioni psichiche nella corteccia cerebrale è in contraddizione coi fatti elementari della memoria associativa ossia della coscienza.

2. Alcuni esperimenti sul cervello indicano, che mentre esiste, fino a un certo punto, una localizzazione anatomica nella corteccia cerebrale, l' ipotesi delle localizzazioni psichiche è contraddetta dai fatti. Si vuole che la regione occipitale degli emisferi cerebrali sia la sede dei processi visivi, e il lobo temporale quella dei processi uditivi. Se si asportano le regioni occipitali, si asserisce che i soli processi visivi scompaiono. Sappiamo intanto che individui nati ciechi e sordi hanno posseduto un' intelligenza

normale o anche superiore (Laura Bridgman). Se la teoria delle localizzazioni psichiche fosse giusta, un animale cui s' è tolto la regione occipitale e la regione temporale degli emisferi dovrebbe diventar cieco e sordo, ma dovrebbe rimanere normale sotto gli altri riguardi. Ma il Goltz ha dimostrato che questi animali (cani) divengono irrimediabilmeute idioti, (2, V.). I processi associativi, anche per gli altri sensi, non sono più normali. Ciò depone a favore dell'idea che nei processi associativi gli emisferi cerebrali funzionino come un sol tutto e non come un mosaico d'un certo numero di parti indipendenti.

Il Goltz ha dimostrato, che, se si toglie un intero emisfero a un cane, la personalità dell'animale, o in altre parole la totalità delle sue associazioni, rimane immutata. Il cane riconosce i suoi amici e tutti gli altri oggetti che ha sempre conosciuti e reagisce in maniera da mostrare che la sua memoria associativa non ha sofferto dall'operazione. Ma se la parte anteriore dei due emisferi viene asportata, il cane non è più normale, ma idiota. Esso non reagisce più come prima e si vede chiaro che la sua memoria associativa è compromessa. Lo stesso avviene, se si asportano ambedue le metà posteriori degli emisferi (2, V.).

Quale sia la causa di questa differenza non possiamo dire per ora. Potremmo cercare una spiega-

zione nel fatto che i due emisferi sono simmetrici, laddove le parti anteriori e le posteriori non sono tali. Se la forma o l' orientazione degli elementi ha una importanza, potremmo ammettere che, in un cervello con un solo emisfero cerebrale, tutti i processi possano avvenire approssimativamente nella medesima forma, laddove nel cervello senza *le due* metà posteriori o *le due* metà anteriori, i processi non possono essere ripetuti nella stessa forma ma in una forma monca; d' onde l'idiotismo che segue siffatte operazioni. Potremmo illustrare questo concetto con un esperimento analogo tratto dalla fisiologia del suono. Ogni vocale è determinata da un suono d' una certa altezza di tòno. Se un cantante canta in un tòno più alto di quello che determina la vocale, il suono di questa diviene indistinto. Può darsi che nei cervelli dei cani ora menzionati, le associazioni sieno rese impossibili o difficili perchè certi processi elementari non sono più possibili.

3. A questo proposito mi piace ricordare che le osservazioni del Goltz indicano l'esistenza di rapporti fra le principali regioni degli emisferi cerebrali e talune regioni del midollo allungato. Un cane, che ha perdute le metà anteriori degli emisferi, ha una tendenza a correre con la testa china, mentre un cane privato delle metà posteriori degli emisferi mostra la

tendenza opposta; esso si muove poco e porta la testa in aria; le gambe anteriori sono irrigidite e spesso distese in avanti. La differenza nella posizione e nella locomozione fra questi due animali ricorda quella fra Amblistomi stimolati con correnti dirette in senso diverso. La posizione del cane privo delle metà anteriori degli emisferi somiglia a quella d' un Amblistoma attraversato da una corrente discendente, mentre l'atteggiamento del cane privo delle metà occipitali rassomiglia a quello d' un Amblistoma trattato con corrente ascendente (V. capitolo XI). Se a un cane si toglie un emisfero cerebrale, lasciando l'altro intatto, lo si vedrà eseguire movimenti di maneggio verso il lato offeso. Non è chi non veda l'analogia esistente fra queste osservazioni e quelle più antiche del Magendie e del Flourens intorno al taglio dei peduncoli cerebellari.

Mentre i cani, dopo la perdita delle metà anteriori degli emisferi cerebrali, divengono spesso irritabili e cattivi, quelli privi delle metà occipitali dei due emisferi divengono invariabilmente buoni e innocui. Ciò prova che esiste fra gli emisferi cerebrali e certi organi del corpo un rapporto che non possiamo ancora spiegare con le nostre attuali conoscenze delle localizzazioni anatomiche.

4. I sostenitori delle localizzazioni psichiche negli

emisferi cerebrali si fondano soprattutto sulle conseguenze di piccole lesioni. Se la nostra opinione è giusta, le piccole lesioni o non dovrebbero produrre nessun sensibile disturbo funzionale, o dar luogo a disturbi non di natura psichica, ma simili a quelli dovuti al taglio d'un nervo periferico. Hitzig e Fritsch furono i primi a distruggere la corteccia del centro della gamba anteriore (D, fig. 39) in uno degli emisferi d' un cane (1). Dopo la distruzione di questo centro nell'emisfero sinistro, la gamba destra mostrava le seguenti anomalie: « Nella corsa gli animali non si servivano utilmente della zampa anteriore destra, la quale restava rivolta o troppo in dentro o troppo in fuori e non dava un vero appoggio al corpo, ciò che non avveniva mai per le altre gambe. Il movimento non mancava interamente, ma l'adduzione della gamba destra era alquanto più debole. Quando i Cani operati stavano in piedi, essi poggiavano spesso sul dorso della zampa anzichè sulla pianta » (1). Se la zampa veniva messa in posizioni anormali, il Cane non mostrava di accorgersene. Hitzig e Fritsch conchiusero da queste osservazioni: « Gli animali avevano evidentemente una *coscienza* imperfetta della condizione di quest'arto; *essi avevano perduto la facoltà di formarsi delle idee precise intorno ad esso*». Secondo l'Hitzig si tratta in questo

caso d'un disturbo psichico, o, come diremmo noi, d'un disturbo della memoria associativa. Ma questo disturbo è limitato ai processi che riguardano la gamba destra anteriore. A parer mio i fenomeni osservati dall'Hitzig sono il risultato dell' indebolimento di certi gruppi muscolari e della diminuzione della sensibilità nella gamba destra anteriore. Tali disturbi potrebbero essere prodotti egualmente da una compressione su alcuni nervi periferici.

Il Goltz ha dimostrata erronea l'interpetrazione psicologica data dall' Hitzig alle sue osservazioni. Se l'Hitzig si apponesse al vero, dovremmo ammettere che l'asportazione del centro della gamba destra anteriore tolga al cane la facoltà di servirsi di quella zampa come d' una mano, essendo quest' abitudine una funzione della memoria associativa. Ora il Goltz tolse non soltanto il centro in parola ma tutto l'emisfero sinistro a un cane, che era stato abituato a scavare il suo cibo in un mucchio di pietre. Questo cane presentò tutti i disturbi della gamba destra descritti dall'Hitzig, eppure conservò l'abitudine di scavare il cibo (pezzi di carne) dal mucchio di pietre servendosi della zampa anteriore destra. L' animale preferiva servirsi a questo scopo della zampa sinistra; ma se gli s'impediva di servirsi di questa, egli adoperava con successo la destra.

Questo esperimento dimostra che il carattere cosciente o psichico dei movimenti della gamba anteriore non è alterato dalla distruzione del suo centro corticale. Osservando attentamente il modo come il cane si serve di quella zampa, si vede che alcuni gruppi muscolari debbono aver sofferto per l' operazione, e una più minuta analisi di questi disturbi puramente muscolari spiega benissimo le anomalie che l'Hitzig a torto ritenne di natura psichica.

La distruzione del centro della gamba anteriore determina una diminuzione della tensione degli estensori della gamba (e forse anche di altri gruppi muscolari), epperò la gamba scivola facilmente e si piega nell'articolazione del piede, sicchè l'animale talvolta s'appoggia sul dorso anzichè sulla pianta del piede. Il fatto che il cane non s' accorge delle posizioni anormali della gamba è in parte spiegabile con la diminuita resistènza dovuta all'indebolirsi di certi muscoli e in parte con la ridotta sensibilità cutanea. Il Goltz ha dimostrato che affinchè il cane ritiri quella gamba è necessario esercitare sulla sua pelle una pressione molto maggiore di quella che basta a far ritrarre le altre gambe. Ciò spiega anche perchè il cane non si accorge di nulla quando la zampa di cui è stato distrutto il centro corticale viene immersa in acqua fredda. Vi sono adunque cambiamenti nella tensione

di certi muscoli e diminuzione della sensibilità cutanea, fatti sufficienti a spiegare tutti i disturbi osservati dall'Hitzig, ma non vi è perdita di « coscienza » muscolare com' egli sostiene. Effetti simili possono ottenersi, fino a un certo punto, recidendo le radici posteriori dei nervi brachiali, sebbene in questo caso a nessuno verrebbe in mente di sostenere che nelle radici posteriori esista un centro psichico per i movimenti dell'arto anteriore. Un'altra prova che i disturbi descritti dall'Hitzig sono dovuti alla diminuita tensione degli estensori, l'abbiamo nel fatto che nell'uomo, quando si manifesta la paralisi d'un braccio, in seguito a una lesione locale degli emisferi cerebrali, il braccio, dopo qualche tempo, rimane contratto in flessione. Non tutti i muscoli del braccio sono completamente paralizzati in seguito alla lesione cerebrale; ma la tensione degli estensori è diminuita e per conseguenza la tensione dei flessori basta a determinare la posizione del braccio. Nell'esperimento del Goltz era stato tolto soltanto il centro della gamba anteriore destra. Si è detto che il centro della gamba anteriore sinistra, sito nell'altro emisfero, assumeva, dopo l'operazione, le funzioni psichiche per le due gambe. Io feci un esperimento che non permette tale obiezione. Addestrai un cane a camminare sulle zampe di dietro quando voleva ricevere il cibo. Poi asportai i

centri delle gambe posteriori (G, fig. 39) in ambedue gli emisferi. Malgrado la perdita subìta, il cane era ancora capace di camminare sulle zampe di dietro. Sempre che gli offrivo da mangiare e ogni qualvolta aspettava il cibo, si alzava volontariamente sulle zampe posteriori. *Gli atti coscienti o associazioni per l'uso delle gambe posteriori non avevano dunque sofferto,* ma vi era un evidente disturbo muscolare in quanto il cane non poteva rimanere sulle zampe posteriori così a lungo come prima dell'operazione. Io mostrai questo cane alla riunione dei naturalisti a Berlino nel 1886. Il giorno dopo la dimostrazione, feci vedere il cervello dell'animale, che frattanto era stato ucciso. I centri delle gambe posteriori risultarono completamente asportati.

Deve tuttavia affermarsi esplicitamente che non ogni lesione limitata dei centri motori produce dei disturbi. Il che è interessante non solo teoricamente, ma anche dal punto di vista pratico. Un medico non deve meravigliarsi se l'autopsia d'un cadavere gli palesa una lesione corticale circoscritta, che non aveva prodotto alcun sintomo clinico. È ovvio, che certi organi sono più esposti di altri a risentire le conseguenze d'una lesione corticale. Un' operazione sui centri degli arti anteriori produce più facilmente disturbi che non un'operazione sui centri dei poste-

iori. Vi sono alcune parti del corpo in cui non è possibile produrre alterazioni di sorta con l'estirpazione dei voluti centri corticali corrispondenti. Nessuno ha potuto finora produrre una paresi o paralisi della palpebra superiore in un cane o perdita della sensibilità corneale con un'operazione sulla corteccia cerebrale. Non deve inoltre dimenticarsi che tutt'i disturbi consecutivi a leggère lesioni corticali sono sempre transitori nei cani.

5. Non soltanto i disturbi motorii, ma anche quelli sensorii prodotti da operazioni sugli emisferi cerebrali sono stati interpetrati come disturbi di natura psichica. È noto che una lesione superficiale dei lobi occipitali produce disturbi visivi. Il Munk crede di natura psichica questi disturbi consecutivi a una leggera lesione d'una delle sfere visive (4). Vi è una piccola regione (A^1, fig. 39) in ciascun lobo occipitale, la cui distruzione produce, secondo il Munk, una cecità psichica dell'occhio del lato opposto. Per cecità psichica il Munk vuole intendere il fatto, che il cane non riconosce quello che vede, sebbene esso non sia per nulla ceco. Se si asporta la regione corticale A^1 nell' emisfero sinistro, il cane manifesta cecità psichica nell'occhio destro. Un cane siffatto, per esempio, non ha più paura d'un fiammifero acceso o della frusta, se gli si chiude l' occhio

sinistro. Il Munk suppone, che l'immagine mnemonica della frusta o del fiammifero acceso era rimasta depositata nella regione A[1] ed era andata perduta con la distruzione di quella parte della corteccia. Può dimostrarsi che il Munk s'inganna sul carattere psichico del disturbo visivo come l'Hitzig s'inganna nell'interpetrare nella stessa maniera i disturbi motorii consecutivi alla distruzione del centro dell'arto anteriore. Nel più gran numero dei casi l'asportazione della regione A[1] d'un emisfero non produce alcun disturbo visivo, o quando si manifesta un tale disturbo, esso è passeggero. Io ebbi a constatare che i cani così operati non riconoscono infatti gli oggetti con l'occhio del lato opposto a quello operato, ma per una ragione del tutto diversa da quella supposta dal Munk.

Si sa che, nell'uomo, la distruzione della sfera visiva d'un emisfero produce gli stessi disturbi come la distruzione del tratto ottico del medesimo lato, cioè una emianopsia della metà opposta del campo visivo. Questo disturbo non è di natura psichica, ma puramente fisiologico, in quanto esso è dovuto a perdita d'irritabilità di un lato di ciascuna retina, ma non all'abolizione dei processi d'associazione. Lo stesso avviene in un cane la cui sfera visiva è stata offesa in un punto, con questa differenza, tuttavia, che la

perdita dell'irritabilità non è completa. Così, se in un uomo è lesa la regione occipitale sinistra, segue emianopsia dei lati sinistri delle due retine, e l'infermo non vede nulla nella metà destra del suo campo visivo. La stessa operazione, eseguita in un cane non produce emianopsia completa ma emiambliopia (5). Il cane non è cieco nella metà destra del suo campo visivo, ma ha soltanto un potere visivo ridotto. Esso si comporta come un animale che fa meno attenzione a quella metà del suo campo visivo, o la cui sensibilità per quella metà è diminuita. Se ci mettiamo davanti a un tal cane tenendo simultaneamente un pezzo di carne in ciascuna mano, il cane sceglierà immancabilmente il pezzo di carne che è alla sua sinistra e sembra quasi non vedere il pezzo alla sua destra. Ora è noto che un corpo in movimento rappresenta uno stimolo ottico più forte d'un corpo immobile; e se mostriamo di nuovo i due pezzi di carne al cane, facendo muovere questa volta il pezzo che è nella metà destra del suo campo visivo, lo vedremo avventarsi a quello (6). Ciò prova che nel cane il valor liminale della stimolazione per gli stimoli ottici si è elevato nella metà destra del campo visivo. Ma come mai il Munk potè scambiare l'emiambliopia per un disturbo psichico? Nel cane la divergenza degli assi ottici è maggiore che nell'uomo, onde la metà de-

stra del campo visivo cade in esso più completamente sotto il controllo dell'occhio destro che non del sinistro. Se produciamo emiambliopia o emianopsia in un cane, l' occhio del lato opposto a quello leso è cieco o offeso per molto più della metà della sua retina; e se l'altro occhio vien chiuso, il campo visivo si riduce a un'area piccolissima e il cane non può riconoscere gli oggetti, pur non essendo completamente cieco. La cecità psichica del Munk è, in realtà, soltanto emiambliopia o emianopsia (5,6).

6. Uno dei principali argomenti addotti dal Munk a favore della sua tesi della natura psichica dei disturbi visivi dovuti agli effetti d'una lesione unilaterale della sfera visiva, era la scomparsa di questi disturbi dopo circa sei settimane. In base a questo fatto egli costruì l'ipotesi seguente: le immagini visive mnemoniche si trovano depositate ciascuna in una singola cellula ganglionare, o in un gruppo di cellule ganglionari della regione A^1 dell' emisfero opposto. Se si toglie questa regione, il cane perde tutte le corrispondenti immagini mnemoniche; ma nuove immagini mnemoniche possono depositarsi nelle parti circostanti A. Ciò avviene dopo la perdita della regione A^1, e il cane diviene perciò di nuovo normale dopo sei settimane. Se questa ipotesi del Munk corrispondesse al vero, i disturbi visivi del cane non

dovrebbero scomparire se l'animale è tenuto in un luogo oscuro, dove non possa acquistare nuove immagini visive mnemoniche. Volli tentare questo esperimento. In alcuni cani, che avevano soltanto l'occhio destro, fu distrutta la regione A^1 dell'emisfero cerebrale sinistro. Nel più gran numero dei cani l' operazione non ebbe effetto alcuno; in pochi si manifestò emiambliopia. Alcuni di questi furono tenuti in una stanza completamente oscura per le sei settimane seguenti. Appena usciti dalla stanza oscura, essi apparvero perfettamente normali. Ciò prova che il loro risanamento non era dovuto all'acquisto di nuove immagini visive mnemoniche, ma al fatto, che un effetto puramente fisiologico sull'irritabilità dell'apparato ottico prodotto dall'operazione va scomparendo dopo un certo tempo.

Noi siamo dunque condotti alla conchiusione, che l'apparente cecità psichica, che segue alla distruzione della regione A^1 nell'emisfero del lato opposto, è soltanto un'emianopsia o un' emiambliopia. Questo disturbo non è un disturbo psichico, perchè può esser prodotto da una lesione di un nervo periferico qual'è il tratto ottico.

7. Dobbiamo ora cercare una spiegazione per il carattare transitorio dei disturbi consecutivi a leggère lesioni. Se la lesione è alquanto estesa, il di-

sturbo è più persistente. Il Goltz opina che questi effetti transitori siano effetti di *choc* dovuti all' operazione. A tale opinione lo condussero i suoi esperimenti sul midollo spinale. Se si taglia il midollo spinale d'un cane, nei primi giorni o nelle prime settimane dopo l'operazione non si hanno riflessi segmentali nella porzione posteriore al taglio. « Una pressione sulle zampe posteriori non provoca nessuna reazione; non può ottenersi nel maschio l'erezione per via riflessa; l'orina si accumula nella vescica rilasciata, l'ano è dilatato; in breve tutta la parte posteriore del corpo sembra aver perduta ogni irritabilità. Qualche giorno dopo, il midollo spinale, che sembra morto, può ripigliarsi quasi completamente, e la parte posteriore presenta numerosi fenomeni riflessi. Nessuno vorrà sostenere che quel pezzo di midollo spinale separato dal cervello acquisti in così breve tempo facoltà interamente nuove come organo dei riflessi; dobbiamo invece ammettere che queste facoltà fossero soltanto temporaneamente abolite o inibite dalla lesione del midollo spinale ». Lo stesso vale per i nervi vasomotori. Il taglio del midollo spinale abbassa il tòno dei vasi delle gambe posteriori; ma, dopo un certo tempo, i vasi riacquistano il loro tòno primitivo e divengono normali di nuovo. Se ora si recide lo sciatico dello stesso animale, segue una nuova paralisi temporanea dei va-

somotori. Ciò dimostra, che la paralisi vasomotoria nelle gambe posteriori consecutiva alla recisione del midollo spinale è dovuta a un effetto di *choc* dell'operazione. Qual sia la natura di questo effetto di *choc* non sappiamo dire. Forse l'esperimento del v. Cyon gitta un po' di luce sul fatto: il v. Cyon dimostrò, cioè, che la tensione dei muscoli diminuisce dopo il taglio della radice posteriore del segmento corrispondente (3).

8. Da tutte queste osservazioni fatte sui cani ci è dato conchiudere che le lesioni leggère non producono disturbi nei processi della memoria associativa, e che l'Hitzig e il Munk s'ingannano nell'attribuire i fenomeni consecutivi all'asportazione di un piccolo pezzo di corteccia cerebrale a disturbi psichici. Nel maggior numero dei casi queste leggère lesioni non producono nessun effetto, e quando qualche disturbo ne viene, esso è tale quale sarebbe prodotto dalla lesione d'un nervo periferico. Se vogliamo produrre disturbi psichici con una lesione cerebrale, dobbiamo distruggere estesi territori dei *due* emisferi. Le operazioni che interessano un solo emisfero, e anche la distruzione d'un intero emisfero, non hanno un tale effetto.

È stato affermato che l'intelligenza è la funzione di alcune parti speciali del cervello. L'Hitzig e altri supposero che i lobi frontali degli emisferi cerebrali

siano gli organi dell'attenzione. Io ho ripetutamente tolti i due lobi frontali ai cani (6), ma non mi fu mai possibile di osservare la menoma differenza nelle loro funzioni mentali. Non vi è forse operazione più innocua per un cane di quella dell' asportazione dei lobi frontali. Il Flechsig crede che non soltanto il lobo frontale, ma altresì la corteccia di certe altre regioni sia responsabile dell' attività mentale, in quanto è sede di « centri di associazione ». Io ho asportata la corteccia dei « centri d' associazione » del Flechsig nei cani, senza nulla osservare che giustifichi l'ipotesi da lui emessa. L'ipotesi dei « centri d'associazione » è altrettanto falsa, quanto quella di un centro di coordinazione nel cuore. L'associazione è, come la coordinazione, un effetto dinamico determinato dalla conduttività del protoplasma. I processi associativi avvengono dovunque negli emisferi (e forse anche in altre parti del cervello), così come la coordinazione avviene dovunque v' è una sufficiente connessione fra due pezzi di protoplasma. È altrettanto antropomorfico l'inventare speciali centri d'associazione, che inventare speciali centri di coordinazione.

BIBLIOGRAFIA.

1. HITZIG, E. *Untersuchungen über das Gehirn*, Berlin, 1874; e in *Reichert's und Du Bois-Reymond's Archiv,* 1870.

2. GOLTZ, F. *Ueber die Verrichtungen des Grosshirns.*

I. *Abhandlung.* In *Pflüger's Archiv*, Bd. XIII., 1876.
II. » » » » XIV., 1877.
III. » » » » XX., 1879.
IV. » » » » XXVI., 1881.
V. » » » » XXXIV., 1884.

3. v. CYON, E. *Gesammelte Physiologische Arbeiten*, p. 197 e seg. Berlin, 1888.

4. MUNK, H. *Ueber die Functionen der Grosshirnrinde.* Berlin, 1881.

5. LOEB, J. *Die Sehstörungen nach Verletzungen der Grosshirnrinde.* In *Pflüger's Archiv*, Bd. XXXIV., 1884.

6. LOEB J. *Beiträge zur Physiologie des Grosshirns.* In *Pflüger's Archiv*, Bd. XXXIX., 1886.

CAPITOLO XVIII.

DISTURBI DELLA MEMORIA ASSOCIATIVA.

1. Abbiamo menzionata l'ipotesi secondo la quale ogni immagine mnemonica sarebbe localizzata in una cellula ganglionare o in un gruppo di cellule ganglionari; appena una nuova immagine mnemonica arriva, essa sarebbe depositata in una delle cellule vote. Gli autori dell'ipotesi non si dimandano chi prenda cura di depositare l'immagine e di cercare quali cellule sono vote e quali occupate. Essi considerano l'immagine mnemonica come qualche cosa di materiale, cioè qualche cosa che ha l'attributo di massa 1). Il Munk ha affermato di poter dimostrare che in un cane le singo-

1) Questo curioso ibrido della metafisica e dell' anatomia deve in buona parte la sua origine al Gall. Il Gall fu un esperto ricercatore dell'anatomia del cervello e, al tempo stesso, un gran ciurmadore. L'anatomia del cervello non era per lui abbastanza impressionante, sicchè egli cercò di vivificare le sue scoperte anatomiche innestandovi su le peggiori fantasie metafisiche che gli venne fatto di trovare. I varii bernoccoli e cantucci del cervello divennero sedi di facoltà psichiche di sua invenzione. Da allora questo rapporto artificioso fra metafisica e anatomia o istologia del cervello è divenuto tradizionale.

le immagini visive mnemoniche sono localizzate in cellule o gruppi di cellule isolate, nella regione A^1 (fig. 39). Questa dimostrazione sarebbe data, secondo lui, da due esperimenti, « in cui l'asportazione della regione A^1 produsse la perdita di tutte le immagini mnemoniche visive ad eccezione di una. In ambo i casi una sola immagine mnemonica visiva fu vista persistere inalterata: in un caso l'immagine della secchia, in cui il cane aveva l'abitudine di bere; nell'altro quella del movimento della mano, che, prima dell'operazione, era il segno da farsi perchè il cane offrisse la sua zampa ». Fu quest'affermazione del Munk che mi spinse, quand'ero ancora studente, a fare esperimenti sul cervello. Io speravo che una via fosse così stata aperta a una psicologia esatta, e cominciai i miei esperimenti come un convinto sostenitore del Munk. Ma più esperimenti io facevo e più mi appariva chiaro che molte affermazioni del Munk erano false, soprattutto quelle assai deboli intorno alla supposta localizzazione delle singole immagini mnemoniche. Io sono convinto che siffatte ipotesi istologiche o corpuscolari delle immagini mnemoniche debbano essere sostituite da concezioni dinamiche. Il vero problema della fisiologia cerebrale è quello della dinamica del processo associativo. Anche se le ipotesi della localizzazione psichica non fossero con-

traddette da tutti i fatti, la determinazione dei centri non sarebbe una soluzione del problema dinamico. Mostrare a uno studente la topografia d'un impianto elettrico non significa certo spiegargli la dinamica dei motori elettrici.

Accennai precedentemente alla possibilità che i processi associativi divengano anormali, se taluni costituenti elementari sono alterati o impossibili. Scelsi come esempio la nostra capacità a riconoscere una vocale. Se la vocale vien cantata in un tòno che esclude il suo suono formativo specifico, essa diviene indistinta. Lo studio degli amnesici sembra convalidare quest'analogia. Non posso riferire tutto quello che si sa intorno a questi casi; ma credo che la maggioranza dei medici pratici non ha sufficiente preparazione nè tempo per studiarli. Mi limiterò a citare due casi tolti alla clinica del professor Rieger di Würzburg, uno dei quali fu studiato da lui stesso (1), l'altro dal suo assistente, il Dr. Wolff (2). Nel primo caso, l'infermo aveva sofferto di commozione cerebrale in un accidente ferroviario. Fra varii altri disturbi, la memoria presentava in lui delle curiose lacune. L'infermo poteva riconoscere solamente i numeri 1, 2, e 3. La teoria corpuscolare delle immagini mnemoniche ammetterebbe che tutt'i numeri di cui l'infermo aveva nozione originariamente

fossero stati contenuti ciascuno in una cellula speciale e che queste cellule fossero state tutte distrutte ad eccezione di quelle che contenevano i primi tre numeri. Questa supposizione sembra già strana di per sè, ma diviene anche più strana quando venga messa in rapporto con l'osservazione seguente. Ogni volta l'infermo aveva bisogno d'un certo tempo per trovare la parola *uno* quando gli si mostrava la cifra 1. Il tempo di reazione pel 2 era notevolmente più lungo, e anche più quello per dire 3. Egli sapeva raccapezzarsi con questi tre numeri, ma quando gli capitava un 3, egli aveva bisogno d'un tempo più lungo che non per l'1 o pel 2. La determinazione del tempo di reazione ci fornisce la spiegazione dell' assenza di tutti i numeri dopo il 3. Tutti gli esperimenti del Rieger dimostrarono che se il suo paziente non arrivava a trovare il nome d'un oggetto dopo un certo tempo (circa diciotto secondi), gli era poi affatto impossibile di trovarlo. Ora, per trovare la parola *tre* quando gli si mostrava la cifra 3, egli impiegava quasi diciotto secondi e, infatti, talvolta gli accadeva di non trovarla. I primi tre numeri sono i primi che il fanciullo impara a conoscere e sono anche quelli che più comunemente si usano nella vita. Noi sappiamo le parole meno usate esser quelle che più facilmente escono dalla memoria (per esempio le parole d'una lingua straniera).

Può darsi che nel cervello dell'infermo i processi fossero in parte alterati o resi più difficili. I numeri più comunemente usati potevano passare la soglia, quelli meno comuni non potevano. Questa interpetrazione è inoltre confermata dal fatto che, toccando gli orli delle monete, l'infermo poteva distinguere un pezzo da dieci centesimi da uno da cinquanta, sebbene i numeri dieci e cinquanta fossero scomparsi dalla sua memoria e quelli impressi sulle monete fossero per lui veri geroglifici. Il concetto di moneta dei pezzi da dieci e da cinquanta centesimi aveva formato un maggior numero d'associazioni ed era rimasto più tenacemente aderente alla memoria di quell'uomo, il quale doveva lottare per la propria esistenza, che non i concetti astratti dieci e cinquanta, i quali erano rimasti nel suo cervello soltanto come un lusso scolastico. Qualsiasi plausibile spiegazione della natura dell' infermità di quell'uomo, deve dunque essere una spiegazione dinamica. Nel cervello offeso di quell'uomo alcuni processi potevano avvenire come prima, salvo che essi erano meno intensi o incompleti. Le innervazioni, che formavano i costituenti di un numero relativamente grande di associazioni o di associazioni più importanti, erano ancora possibili o avvenivano in una forma più normale, mentre altre innervazioni erano divennte impossibili o mutilate. In questo caso sarebbe del pari

erroneo il supporre che i singoli concetti o le singole lettere fossero tutti localizzati in singole cellule e che queste fossero distrutte in quell'uomo, quanto l'affermare che in un caso d'interferenza di suoni la sorgente delle vibrazioni sia scomparsa 1).

2. Il secondo caso citato è anche più chiaro (2). Il disturbo della memoria associativa era anche qui dovuto a un accidente. Quando si domandava all'infermo quale fosse il colore delle foglie d'un albero, egli non sapeva rispondere, a meno che non gli si permettesse di accostarsi alla finestra e guardare un albero. Allora egli rispondeva a proposito; ma finchè non poteva vedere un albero, gli era impossibile di dire il color delle foglie. Gli si mettevano davanti pezzi di carta verde, rossa e azzurra e gli si domandava a quali somigliassero le foglie, ed egli non sapeva rispondere. Se gli si domandava se gli alberi fossero azzurri, egli rispondeva che ciò era possibile. Soltanto guardando un albero egli si ricordava che le foglie sono verdi. Quando gli si domandava quante gambe avesse un cavallo, egli si accostava alla finestra e aspettava che passasse

---

1) Condizioni simili a quelle che esistevano in questo infermo possono essere prodotte artificialmente negli esperimenti dinamometrici che saranno descritti nel prossimo capitolo.

un cavallo e così trovava la parola *quattro*. Soltanto nell' inverno egli poteva dire di qual colore fosse la neve; d'estate egli ammetteva la possibilità che la neve fosse nera. Gli si domandò una volta del colore del sangue, ed egli si punse una pustoletta che aveva sulla mano e non appena ne venne fuori una goccia di sangue rispose: è rosso.

Da questi fatti risulta chiaro che l'infermo capiva tutte le dimande che gli venivano rivolte ed era abstanza intelligente per procurarsi le impressioni che gli permettessero di rispondere. Egli sapeva dire il colore dello zucchero se gli si permetteva di guardare lo zucchero, ma ciò non bastava a fargli dire se lo zucchero fosse amaro oppur no. Per rispondere a questa dimanda, egli doveva mettersi in bocca un pezzo di zucchero. Se gli si faceva vedere una lastra di vetro levigata, egli non poteva dire, senza prima toccarla, che fosse liscia.

Due fatti sono evidenti: in primo luogo l'infermo non poteva ricordare alcuna qualità percettibile di una cosa senza riceverne l'immediata percezione; e, in secondo luogo, egli ricordava le varie qualità soltanto se i sensi specifici per quelle qualità, erano impressionati. In un uomo normale, la parola *zucchero* o la vista dello zucchero bastano a produrre l'associazione gustativa del dolce. In quell' infermo

solamente il contatto con la lingua suggeriva la parola *dolce*, sebbene egli fosse abbastanza intelligente per sapere il modo di far nascere la giusta associazione.

A una persona normale si possono suggerire i nomi di molte cose per mezzo di uno qualunque di varii sensi. Per esempio noi troviamo la parola *violino* tanto se vediamo un violino, quanto se ne sentiamo il suono senza vederlo. L'infermo, in questo caso, era un suonator di violino, ma, ciò malgrado, gli era necessario veder l'istrumento per dargli il nome. Se gli si metteva una chiave in una tasca, egli non poteva, toccandola, dire che cosa fosse, ma trovava la parola se poteva vedere una chiave nella sua toppa. Quando gli si faceva mettere una mano sull' orecchio, egli non poteva dire quale oggetto toccasse, se non guardando l'orecchio del medico. Quando questi nascondeva il proprio orecchio, l'infermo non trovava più la parola. È chiaro che, in questo infermo, la percezione visiva era, in complesso, più valevole di qualunque altra. Una percezione sensitiva era necessaria a determinare l'associazione di oggetti concreti e fra le molte possibili percezioni, che nei casi normali avrebbero potuto suggerire la parola cercata, gli bastava quella sola che in lui era la più forte. La parola *ombrello* gli veniva soltanto quando l'ombrello

era aperto. Da ciò potremmo supporre essere avvenuto un cambiamento nel meccanismo associativo, in virtù del quale solamente i processi di massima intensità o ampiezza fossero capaci di provocare processi associativi, mentre gli altri rimanevano senza effetto alcuno.

Il processo per le associazioni astratte era analogo. L'infermo si lamentava della scarsezza della sua rendita; egli protestava contro l'insinuazione del medico ch'egli avesse assassinato la moglie o ch'egli fosse un farabutto. Ma se un mendicante fosse un uomo ricco o povero, se Dio vivesse nell'inferno o in cielo, erano problemi insolubili per lui, sebbene egli fosse un credente.

Un'altra particolarità nel suo meccanismo associativo dimostrava la necessità delle impressioni dei sensi per il ricordo delle parole. Prima di poter pronunziare una parola, egli doveva fare l'atto di scriverla. Quando gli si domandava del color delle foglie, gli era di mestieri andare alla finestra e guardare un albero; ma poi doveva ancora, prima di dare la risposta giusta, scrivere col dito la parola *verde*. Se gli s'impediva di servirsi delle mani, egli usava far l'atto di scrivere con le dita del piede; e se anche questo gli si vietava, si serviva della lingua come di organo scrivente rigirandosela in bocca. Se gli s'impediva l'uso di tutti

e tre questi mezzi sussidiari, egli non riesciva a trovar la parola 1). Egli non scriveva foneticamente, ma ortograficamente. Sarebbe assurdo pensare anche per un momento che in questo caso fosse offeso un centro solo o un singolo tratto fra due centri. L'intero apparecchio era egualmente attaccato. Io credo che il meccanismo associativo di quell'infermo differisse solamente nel grado dal meccanismo associativo d'un uomo normale. Il Wolff fece rilevare che per ogni atto mnemonico vi è un'associazione più forte delle altre. Ma per una persona normale le più deboli associazioni sono sufficienti alla riproduzione, mentre nel nostro infermo soltanto la più forte bastava. Si può dimandare come mai così di rado si abbia notizia di casi semplici e chiari come questi pubblicati dal Rieger e dal Wolff. Io credo che i medici, che hanno da fare con simili ammalati, non dispongono per lo più nè di cultura scientifica, nè di tempo sufficiente per fare un'analisi completa di ogni caso. L'infermo del Wolff era passato per le mani d'una mezza dozzina di specialisti, i quali avevano notato soltanto i caratteristici movimenti di scrittura ch'egli usava fare. Ciò li condusse naturalmente a false conchiusioni; e

---

1) Non era per lui necessario di *vedere* quello che scriveva o di scrivere realmente; bastava ch'egli facesse *il movimento* di scrivere.

infatti se, in casi simili, l' analisi è incompleta, i risultati sono ingannevoli.

3. Val la pena di paragonare la condizione di questi infermi con quella degli animali inferiori. I due infermi di cui s'è parlato dimenticavano immediatamente quel che si diceva loro. Se l'associazione giusta non avveniva dopo poco tempo, la domanda doveva essere ripetuta. Ma vi era un' eccezione: gli oggetti o gli avvenimenti intimamente legati ai loro istinti erano ben ricordati; per esempio le faccende d'interesse. È molto probabile che condizioni simili esistano negli animali inferiori; nelle vespe, per esempio, le quali, o dimenticano facilmente, o sembrano ricordare solamente certe cose che hanno stretto rapporto coi loro istinti, come, fra l'altro, l'ubicazione del nido.

Si è supposto che vi sia una differenza qualitativa fra la memoria associativa dell'uomo e quella degli animali. I casi su riferiti ci possono aiutare a verificare la giustezza di tale supposizione. Quando l' ammalato era interrogato sul colore del sangue, la domanda suscitava in lui date associazioni, che lo inducevano a procurarsi l' impressione visiva del sangue. Se paragoniamo questo fatto con l'impossibilità in cui si trova una vespa di riconoscere il proprio nido quando questo è coperto da un

fiorellino, potremmo supporre che vi sia una differenza *qualitativa* fra la memoria associativa della vespa e quella dell'uomo. Si potrebbe dire, infatti, che l'uomo possieda la facoltà di creare nuove associazioni, cioè sia capace di sostituire o cambiare le condizioni esistenti onde rendere possibile un nuovo processo associativo. Ma una siffatta capacità non manca del tutto negli animali. Quando, come nell'esperimento del Thorndike, un gatto va volontariamente in una certa gabbia e vi aspetta il pesce che sa dovergli essere offerto, la facoltà di creare nuove associazioni ci appare evidente. D' altra parte la superiorità dell' uomo sotto questo riguardo può spiegarsi col fatto che la sua capacità a formare e a ritenere nuove associazione è enormemente maggiore di quella degli animali.

La domanda: qual'è il colore del sangue? produceva non soltanto un'associazione — la parola *rosso* — ma un certo numero d'altre associazioni; come quella d' una ferita e quella della produzione d'una ferita. Se in quel momento si verifica l'impressione sensoria d' una pustola, sorge l' associazione che l'apertura della pustola determinerà la comparsa del sangue. Tutti gli esperimenti denotano che questa sovrabbondanza d'associazioni, che può formarsi anche nel cervello infermo d' un uomo, manca negli ani-

mali. Un' impressione può suscitare in questi un numero di associazioni molto limitato. Ciò risulta evidente dagli esperimenti fatti dal Thorndike sui cani e sui gatti (3) e dalle osservazioni del Whitman sui colombi (4). Questa scarsa facoltà associativa rende le reazioni degli animali simili ad automatismi e meno intelligenti. Per me la maggiore attitudine associativa del cervello umano e la maggiore rapidità con cui le associazioni si formano e sono ritenute bastano a spiegarci come l'uomo sia arrivato a dominar la natura, mentre gli animali ne sono rimasti in balìa.

In un opuscolo: *Istinto* e *intelligenza*, il padre E. Wasmann S. J., un noto entomologo, ha sollevata la questione se negli animali vi sia o non l'intelligenza (5). La risposta a un tal quesito varia secondo la definizione che si vuol dare della parola *intelligenza*; epperò siffatte discussioni diventano discussioni di parole e di definizioni; discussioni scolastiche molto utili in difesa d'un dogma o d'una opinione. L'opuscolo del Wasmann appartiene a questa categoria. Ma non possiamo dimenticare che il costante progresso della scienza data dal giorno in cui Galileo la sottrasse al giogo di questo sterile metodo scolastico. Lo scopo della biologia moderna non sta nelle discussioni di parole, ma nell' indagine dei fenomeni

della vita. Epperò noi non poniamo nè discutiamo il quesito se gli animali siano oppur no dotati d'intelligenza, ma riteniamo esser nostro còmpito lo studiare la dinamica dei processi associativi e il ricercare quali sono le condizioni fisiche o chimiche che determinano le differenze nelle facoltà mnemoniche dei diversi organismi.

BIBLIOGRAFIA.

1. RIEGER, K. *Beschreibung einer Intelligenzstörung in Folge einer Hirnverletzung*, etc. In *Verhandl. der Würzburger physikalisch medicinischen Gesellschaft*, Bd. XXII e XXIII., 1889 e 1890.

2. WOLFF, GUSTAV. *Ueber krankhafte Dissoziation der Vorstellungen*. In *Zeitschrift für Psychologie und Physiologie der Sinnesorgane*, Bd. XV., 1897.

3. THORNDIKE, E. L. *Animal Intelligence*. In *The Psychological Review*, vol. II., 1898.

4. WHITMAN, C. O. *Animal Behaviour*. Biological Lectures Delivered at Wood's Holl, 1898. Boston, Ginn & Co.

5. WASMANN, E. *Instinct und Intelligenz im Thierreich*. Freiburg, 1897.

CAPITOLO XIX.

SU ALCUNI PUNTI DI PARTENZA PER UNA FUTURA ANALISI DEL MECCANISMO DELLA MEMORIA ASSOCIATIVA.

1. I fatti ci hanno mostrato finora che i riflessi sono determinati dalla struttura degli organi di senso o della superficie del corpo e dalla disposizione anatomica dei muscoli. Il sistema nervoso centrale partecipa a tali funzioni soltanto come un conduttore. Il vero problema che interessa la fisiologia dei riflessi è il meccanismo della conduttività protoplasmatica. E questo non è più un problema biologico, ma un problema di fisico-chimica.

La sola funzione specifica che abbiam potuto trevare nel cervello o in qualche sua parte è l' attività della memoria associativa. Vi è oggi una tendenza a considerare lo studio anatomico e istologico del cervello come la via più promettente per l'analisi di queste funzioni. A me sembra che volersi render conto del meccanismo della memoria associativa per mezzo dei metodi istologici o morfologici è come volersi spiegare la dinamica dei fenomeni elettrici studiando

microscopicamente le sezioni trasversali d'un filo telegrafico o facendo l'enumerazione e la topografia delle connessioni telefoniche d'una grande città.

Se desideriamo sviluppare una dinamica dei varii fenomeni vitali, dobbiamo ricordarci che le sostanze colloidi sono le macchine, che producono i fenomeni vitali. Ma la fisica di questi corpi è ancora una scienza dell'avvenire. I nuovi metodi e i nuovi concetti creati dalla fisico-chimica ci fanno sperare in una non lontana realizzazione d'una fisica dei colloidi. Per ora possediamo soltanto dati di secondaria importanza per il meccanismo della memoria associativa. Il primo gruppo di simili dati ci è fornito dallo studio delle funzioni degli organi di senso.

Helmholtz sostenne che i nostri sensi ci forniscono soltanto simboli del mondo esterno. Ogni processo fisico, che agisce su un organo di senso, produce in questo dei cambiamenti, i quali son dovuti alla struttura periferica o all'« energia » specifica di essi, come i fisiologi dicono da Giovanni Müller in poi. Se un urto, una corrente elettrica, o vibrazioni dell'etere di circa 0,0008 — 0,0004 mm. di lunghezza d'onda colpiscono la retina, la sensazione è sempre la stessa, cioè una sensazione luminosa, mentre un urto o una corrente elettrica producono del pari una sensazione sonora nell' orecchio. Questa così detta

legge dell'energia specifica degli organi di senso non è vera soltanto per questi; essa si applica, come additò il Sachs, a tutta la materia vivente; e si ritrova anche nelle macchine. Essa è, in realtà, un'altra espressione del fatto che l' occhio, l' orecchio e ogni organo vivente hanno la facoltà di convertire l'energia in una sola forma definita — cioè, che essi sono macchine speciali. Se si riescisse a determinare il modo come avviene questa trasformazione d'energia nei varii organi, si sarebbe spiegata l'energia specifica dei varii sensi.

La Fisiologia non ci dà in proposito nessuna risposta. L'idea dell'energia specifica è stata sempre considerata come l'ultimo limite delle indagini sugli organi dei sensi. Tanto maggiore è perciò il merito del Mach e dell'Hering di avere oltrepassato per la prima volta quel limite con la loro teoria chimica delle sensazioni cromatiche. Recentemente il Mach ha espressa l' opinione che i fatti chimici sono il fondamento delle sensazioni in generale (1).

Per quel che riguarda l'occhio, possiamo ritenere come probabile che la luce produca effetti chimici. Varie sostanze si formano e si decompongono nella retina, e i processi chimici della formazione e della decomposizione di questi corpi determinano le sensazioni della luce e dei colori. Le vibrazioni eteree di

date lunghezze d'onda hanno un'azione determinata su queste decomposizioni. La teoria elettro-magnetica della luce condurrà probabilmente in questo caso a nuove scoperte. Effetti simili a quelli prodotti dalla luce sono anche determinati dalla corrente elettrica. La corrente stessa non può passare attraverso alla retina se non per mezzo di elettrolisi, e può darsi che l'aumentar della concentrazione dei ioni (dovunque sia un ostacolo al loro cammino) dia origine alle sensazioni luminose e cromatiche prodotte dalla corrente. Non è impossibile che le così dette sostanze visive — cioè le sostanze fotosensibili — siano elettroliti. Così potremmo intendere come la corrente elettrica produca nel nostro occhio sensazioni di luce e di colori. Ma riesce più difficile spiegarci come la pressione o un urto sul globo oculare producano la sensazione d'un lampo. Per altro il Carey Lea ha trovato che sulle lastre fotografiche la pressione produce cambiamenti della medesima natura di quelli prodotti da una debole luce.

Ciò posto l'energia specifica dell'occhio si ridurrebbe in sostanza a questo, che un aumento nella concentrazione di ioni o di altre sostanze chimiche nella retina produce la sensazione di luce e di colore, sia qualsivoglia la causa dei cambiamenti: vibrazioni dell'etere, corrente elettrica o un colpo sul-

l'occhio. Gli stimoli trasmessi dall'occhio al cervello avranno perciò esattamente la varietà e le particolarità corrispondenti alla varietà e alle particolarità dei processi chimici che avvengono nella retina.

Lo stesso può dirsi degli stimoli trasmessi dagli organi del gusto e dell'olfatto al cervello. La natura chimica delle cause determinanti le sensazioni odorose e gustative è così apparente da non abbisognare di prove. Più difficile ci riesce l'interpetrazione delle sensazioni cutanee. È per altro concepibile che una base chimica vi sia anche per l'attività di questi sensi. Questa supposizione trova un sostegno in quell'ordine d'idee col quale cercai di spiegare l'azione particolare della gravità sull'orièntazione degli animali e delle piante e sulla formazione dei loro organi (2). In questi casi un cambiamento nell' orientazione degli organi produce un cambiamento nelle condizioni chimiche, e se i processi chimici consistono in processi fermentativi, la quantità di cambiamento chimico nell'unità di tempo dev' essere una funzione del numero delle molecole di fermento e di quello delle molecole fermentescibili che vengono a contatto. Se ora ammettiamo che le une e le altre si trovino in diversi costituenti morfologici delle cellule viventi; che il fermento, per esempio, si trovi nel nucleo, la sostanza fermentescibile nel protoplasma

della cellula, ne consegue, evidentemente, che un cambiamento nella posizione della cellula, o una pressione esercitata su di essa, porterà nuove molecole di protoplasma a contatto col nucleo. Può così venire accresciuta l' attività metabolica. Tali cambiamenti nelle terminazioni nervose periferiche della pelle potrebbero risolversi in azioni nervose e in riflessi. Ma tutto questo è molto vago, e ci addita solamente la possibilità della natura chimica del processo. Sembra difficile, se non addirittura impossibile, applicare una simile teoria alla coclea del nostro orecchio. Potremmo supporre che le vibrazioni sonore producano vibrazioni corrispondenti nelle terminazioni del nervo acustico, onde nuove melecole vengano a contatto fra di loro. Ma non so vedere come una siffatta supposizione possa dar ragione dei diversi tòni e dei fenomeni di consonanza. Mentre una teoria chimica è possibile o probabile per certe sensazioni, come per la vista, il gusto e l'odorato; sembra dubbio che una teoria analoga possa applicarsi agli altri organi di senso. Ma è certo che, se vogliamo avanzare su questa via, dobbiamo seguire le orme del Mach e dell'Hering e disfarci dell' idea, che la così detta legge dell' energia specifica degli organi di senso rappresenti il termine delle nostre indagini sui processi della sensazione.

2. Se vogliamo conoscere la dinamica dell'associaciazione, dobbiamo studiare gli effetti di processi simultanei l'uno sull'altro. Giova prendere in considerazione processi periodici e processi aperiodici.

Se facciamo girare una ruota con una mano, senza pensare al modo o alla velocità della rotazione, e contemporaneamente ripetiamo mentalmente una poesia senza muover le labbra, il numero delle rotazioni presenterà un rapporto numerico semplice col numero di arsi dei versi. In tedesco, essendo l'arsi pronunziata con maggior enfasi della tesi, il numero delle rotazioni della ruota è per solito eguale a quello delle arsi. Il Brücke fu il primo a richiamar l'attenzione su questo fatto. Tredici anni or sono io feci numerosi esperimenti (inediti) su questo argomento e ottenni risultati simili. Ma trovai, inoltre, che se deliberatamente si fa girar la ruota rapidamente e si recita lentamente, il numero delle rotazioni è un multiplo semplice delle arsi; due, tre o anche più giri si compiono nell'intervallo d'un'arsi. Se si recita molto rapidamente e si fa girare molto lentamente la ruota, il numero delle arsi diviene un multiplo semplice del numero delle rotazioni. In quest'ultimo caso il numero delle rotazioni è spesso eguale a quello dei versi. Se supponiamo che, nel pensare la poesia, le innervazioni respiratorie che seguono il

ritmo siano rappresentate da curve armoniche e che lo stesso sia per le innervazioni necessarie a far girare la ruota, ne segue *che processi nervosi armonici simultanei agiscono reciprocamente l' uno sull' altro in maniera che i periodi dei due processi sono eguali o in rapporto di multipli semplici l'uno dell'altro.* Per opporsi a questa legge si richiede un grande sforzo di volontà; anzi io credo che quando vi si riesca, la deviazione dalla legge è forse soltanto apparente. Sembra invero possibile, che uno dei due processi armonici sia temporaneamente arrestato. I fatti per altro bastano a dimostrarci che quando due processi d'innervazione di diverse parti del corpo si compiono simultaneamente, essi agiscono l'uno sull'altro e tendono a formare processi di egual periodo.

Lo stesso vale non solamente per due o più processi simultanei d' innervazione motoria, ma anche per processi sensorii simultanei con innervazioni di moto, come si vede nel ballo, in cui il ritmo della musica e il periodo degli atti nervosi pel movimento delle gambe e del corpo coincidono.

3. Da questi fatti si sarebbe tentati di conchiudere a priori che due processi *aperiodici* tenderanno a interferire o a inibirsi reciprocamente. Che ciò sia in parte vero, lo dimostra l'esperienza che abbiamo di non poter far bene due cose insieme, quando si

tratti di due atti aperiodici. Se gli atti sono periodici è vero il contrario. Noi, per esempio, non possiamo risolvere un'equazione saltando un largo fosso. Secondo l'interpetrazione che dà il Fechner di questo fatto, il cervello avrebbe in ogni momento una dose limitata d'energia disponibile. Nel saltare un fosso tutta l'energia, si suppone, passa nei muscoli e non ne resta per i processi mentali. Quattordici anni addietro ebbi a dimostrar falsa l'idea del Fechner. L'inibizione d'un processo mentale da parte d'un movimento muscolare simultaneo è maggiore quando dobbiamo muovere un sol braccio che se dobbiamo muoverli tutti e due insieme. Ora, secondo il Fechner, quanto più numerosi sono i muscoli da innervare tanta più energia cerebrale dovrebb' esser consumata. Nei miei esperimenti io misurai la pressione massima che sono capaci di esercitare i flessori d'una mano su un dinamometro. La pressione non diminuisce quando l'altra mano o tutti i muscoli sono innervati contemporaneamente, anzi tende ad aumentare (3). L' ulteriore applicazione di questo metodo ci fa vedere perchè non possiamo spiegar bene contemporaneamente l'attività mentale e quella fisica.

Se cominciamo a risolvere un problema di mediocre difficoltà per mezzo del calcolo mentale, e se,

a metà dell'impresa, tentiamo di ottener con la mano la massima pressione al dinamometro, vedremo la pressione rimanere del 20 al 30 % al disotto della massima che ci è dato ottenere quando tutta la nostra attenzione è rivolta alla sola pressione (3, 4). Spesso avviene, per altro, che si ottiene la massima pressione mentre si calcola. Ma allora si può esser certi che lo sperimentatore interruppe il calcolo mentre faceva lo sforzo. Ciò vien dimostrato dal fatto che, o il problema non è ben risoluto, o vien completamente dimenticato dal soggetto su cui si sperimenta. Il caso d'una pressione massima e d'una soluzione esatta risultò eccezionalissimo. L'esperimento dà risultati del tutto diversi se il soggetto comincia dall'esercitar la pressione con la mano e riceve il problema da risolvere quando la pressione massima è già stata raggiunta, così che egli debba soltanto mantenerla. In questo caso o non v'era interferenza o v'era una interferenza leggerissima fra le due operazioni; il soggetto poteva calcolare esattamente, sebbene con un certo sforzo, e la curva del dinamometro o non scendeva affatto o scendeva poco più di quel che avveniva senza il calcolo.

Noi vediamo dunque, che un' innervazione statica simultanea, per quanto forte essa sia, non impedisce di calcolare; ma che invece, un' innervazione moto-

ria massima, in rapido aumento, ostacola sensibilmente l'operazione del calcolo. Ho cercato di assodare se un arresto brusco dell' innervazione motoria — cioè un rilasciamento subitaneo dei muscoli in contrazione statica — ostacolasse il processo calcolatorio, e mi sono convinto che ciò non è.

Quale che sia la spiegazione di questi fenomeni, noi vediamo in ogni caso che due processi d' innervazione simultanea, aperiodici e d'intensità massima, tali da richiedere uno sforzo, si ostacolano reciprocamente. *Ma se non hanno un'intensità massima, essi possono avvenire simultaneamente. Io ebbi a constatare che i còmpiti facili ovvero la riproduzione di semplici fatti mnemonici non abbassavano il massimo della pressione.*

4. Questi esperimenti ricordano i disturbi della memoria associativa che discutemmo nel capitolo precedente. Il manifestarsi di energici processi d' innervazione motoria impedisce tutte le associazioni, eccettuate quelle che sono avvenute con grande frequenza. Questo era caratteristico negl'infermi citati nel capitolo precedente. Ma ciò non dice tutto. I processi d'innervazione nel cervello di quegl' infermi erano forse mutilati non soltanto in intensità, ma anche in altre dimensioni o direzioni.

I casi d'inibizione dei riflessi appartengono forse

alla stessa categoria di fenomeni. Abbiamo detto come un cane cui si sia reciso il midollo spinale esegua movimenti pendolari con le gambe posteriori se queste son lasciate pendere. Ma se comprimiamo leggermente la pelle della coda, i movimenti delle gambe cessano di botto (Goltz). Alcuni autori sembrano dominati dall'idea che un effetto di *choc* debba consistere nell'esaurimento delle parti che sono sotto l'influsso dello *choc*. Ciò non è assolutamente vero; l'effetto di *choc* può esser dovuto a un fenomeno d'interferenza o a un cambiamento fisico relativamente piccolo, che si manifesta in un'alterazione dei processi d'innervazione.

L'influenza dell'intensità nel caso di due processi d'innervazione simultanei ricorda quella reciproca fra due movimenti ondosi simultanei. Il sovrapporsi di due onde è possibile soltanto se la loro ampiezza non è troppo grande. Sembra come se due processi potessero occorrere simultaneamente nel nostro cervello solamente se la loro intensità è tale da permettere una sovrapposizione.

È forse lecito di spingere ancora oltre questa possibile analogia dell'innervazione con i movimenti ondosi e applicarla al processo associativo. Un processo rimane associato con gli altri processi che avvengono nel nostro cervello simultaneamente o quasi.

Immaginiamo che ogni processo del nostro sistema nervoso centrale abbia una forma definita in quanto possa essere rappresentabile da una curva che abbia per ascisse i tempi e per ordinate le intensità dei processi. Se due processi avvengono simultaneamente e la loro intensità non è troppo forte, essi si sovrapporranno l'uno all'altro. Le tracce che questo processo lascia nel nostro sistema nervoso centrale corrispondono alla curva determinata dalla sovrapposizione delle due curve elementari. Se uno dei processi avviene più tardi, anche l'altro processo vien riprodotto per risonanza. D'altra parte, un processo molto complicato può riprodurre processi più semplici, che sono contenuti in quello come costituenti e sono già occorsi una volta precedentemente nella loro forma semplice. La nostra esperienza intorno alle sensazioni sonore ci dimostra, infatti, che movimenti armonici semplici simultanei possono fondersi nelle nostre sensazioni in un suono composto di carattere ben definito (colore del suono). Inoltre, un orecchio esercitato può decomporre un suono composto nei suoi costituenti armonici semplici. Il meccanismo della memoria associativa deve possedere anch'esso di queste particolari condizioni proprie ai nostri organi destinati alla percezione dei suoni. Io credo che quel che noi usiamo chiamare intelligenza dipenda in parte dallo svi-

luppo di questa facoltà di risonanza del meccanismo di associazione.

L'esistenza di fenomeni di risonanza nei nostri processi nervosi può darci ragione del fatto che la stimolazione dello stesso organo dà risultati del tutto diversi se si cambia il carattere o il ritmo della stimolazione. Soltanto certi suoni fanno guaire un cane; soltanto un certo modo di strofinar la pelle della rana la fa gracidare. La così detta legge dell'energia specifica degli organi di senso ha posto in seconda linea questi fatti importanti e ha contribuito a suggerire l'idea che il carattere della stimolazione fosse qualche cosa d'indifferente. Sebbene sia vero che un colpo sull'occhio determina una sensazione luminosa, nessuno scambierà per un sol momento siffatta sensazione con l'altra prodotta da vibrazioni dell'etere.

È naturalmente impossibile di chiarire questo argomento per mezzo dell'anatomia o dell'istologia del cervello. Ma gli esperimenti intorno alle sensazioni sonore ci fanno sperare nella possibilità d'un'analisi di questi fenomeni. Hermann e Mach vengono alla conchiusione che la teoria fisica della risonanza dell'Helmholtz non è più sostenibile e che debba essere sostituita da una teoria fisiologica della risonanza (6, 7). Secondo l'Hermann, si può ammettere, che le terminazioni nervose stesse siano specialmente sensibili per

stimoli di un dato periodo (7). Generalizzando questo assunto, si arriverebbe a intendere il fatto testè menzionato. Gli organi motori della laringe possono considerarsi quali risonatori, e ciò spiegherebbe perchè soltanto certi tòni fanno guaire un cane, e perchè soltanto certi particolari strofinìi — cioè strofinìi di dati periodi — fanno gracidare una rana. La facilità della trasmissione dei suoni per impulsi nervosi al laringe negli uomini, nei pappagalli e negli uccelli canori dipenderebbe dal medesimo principio. Ma in siffatte teorie va sempre lasciato adito all'azione di processi chimici. I fenomeni di correlazione, che osserviamo in molti animali nel periodo degli amori, potrebbero esser determinati da sostanze che circolano nel sangue durante quell'epoca (secrezioni interne). Così potrebbe spiegarsi il cambiamento nell'irritabilità che si manifesta in allora.

5. Le nostre sensazioni spaziali sono varianti di tre dimensioni. Le tre coordinate cartesiane ortogonali sono in evidente rapporto con gli assi principali del nostro corpo. Noi siamo condotti perciò a considerare se è possibile che certe condizioni di struttura del nostro organismo determinino le coordinate del nostro sistema di sensazioni spaziali. L' Hering ha dimostrato che le innervazioni motorie dei nostri occhi si possono ridurre a tre specie, corrispondenti

agli assi principali del corpo (1): innervazioni pel movimento degli occhi da destra a sinistra o viceversa (2), innervazioni per muoverli in alto e in basso, e (3) per muoverli da una oggetto vicino verso uno lontano o viceversa (8). Il primo movimento si compie lungo l'asse trasversale, il secondo lungo quello longitudinale, e il terzo lungo l'asse dorso-ventrale. Gli esperimenti sui canali semicircolari orizzontali dell'orecchio dimostrano, che la stimolazione di questo canale produce movimenti degli occhi, del capo o anche di tutto l'animale nel piano del canale. I nostri esperimenti sul galvanotropismo indicano l'esistenza d'un rapporto semplice fra l'orientazione di certi elementi motori del sistema nervoso centrale e la direzione dei movimenti prodotti dalla loro attività. Questo fatto è confermato fino a un certo punto dagli esperimenti sui peduncoli cerebellari. Sembra così possibile di spiegare con semplici rapporti geometrici delle parti fra di loro il fatto che tutte le nostre innervazioni possono ridursi a tre classi, determinate dai tre assi principali del nostro corpo. D'altra parte il Mach fornì la prova che la volontà, ossia il processo d'innervazione per un movimento, ha il medesimo carattere del processo delle sensazioni spaziali (5, 6). La volontà di muovere i nostri occhi verso un certo punto e la sensazione spa-

ziale stessa possono addizionarsi algebricamente. Gli esperimenti derivanti dalle illusioni spaziali dovute a un'imperfetta mobilità degli occhi o delle mani si accordano con tale idea. Inoltre il Mach ha dimostrato che noi riconosciamo facilmente la simmetria geometrica di due figure, solo quando l'asse di simmetria coincide con l'asse del nostro corpo (5, 6). Tutti questi fatti mostrano che le coordinate ortogonali dello spazio fisiologico sono determinate da particolarità anatomiche del nostro corpo. Gli ultimi elementi strutturali non sono in questo caso necessariamente d'ordine morfologico o istologico. Essi potrebbero essere, come ha suggerito il Mach in altra occasione, la configurazione stereochimica di date molecole (1). Mi limito a questi brevi cenni intorno all' argomento, non essendo mia intenzione di entrare qui in una discussione sulla natura delle sensazioni spaziali, ma volendo io soltanto indicare il posto che esse possono occupare in una futura meccanica dell' attività cerebrale.

Bibliografia.

1. Mach, E. *Die Principien der Wärmelehre*, p. 360. Leipzig, 1896.

2. Loeb, J. *Zur Theorie der physiologischen Licht-und Schwerkraft-Wirkungen*. In *Pflüger's Archiv*, Bd. LXVI, 1897.

3. Loeb, J. *Muskelthätigkeit als Maass psychischer Thätigkeit.* In *Pflüger's Archiv*, Bd. XXXIX, 1886.

4. Welch, J. C. *On the Measurement of Mental Activity through Muscular Activity*, etc. In *The American Journal of Physiology*, vol. I, 1898.

5. Mach, E. *Contributions to the Analysis of the Sensations.* Chicago, 1897.

6. Mach, E. *Die Analyse der Empfindungen und das Verhältniss des Physischen zum Psychischen.* Jena, 1900.

7. Hermann L. *Beiträge zur Lehre von der Klangwahrnehmung.* In *Pflüger's Archiv*, Bd. LVI, 1894.

8. Hering, E. *Die Lehre vom binocularen Sehen.* Leipzig, 1868.

AGGIUNTE DELL'AUTORE ALL'EDIZIONE ITALIANA.

(Ciascuna aggiunta si riferisce alla pagina del testo indicata accanto).

p. 14. Memoria associativa.

Al termine « memoria » è dato in questo libro un significato puramente fisico: io considero i fenomeni mnemonici come appartenenti alla categoria di quegli effetti postumi, cui i fisici dànno il nome d' « isteresi » (come nel caso degli effetti consecutivi dell'elasticità o di quelli, che si manifestano nei colloidi). Sarebbe forse preferibile di sostituire il termine « isteresi associativa » a quello di « memoria associativa ».

p. 22. Pressione osmotica dell'acqua di mare.

La pressione osmotica dell'acqua di mare dell' Oceano Pacifico è presso a poco eguale a quella d'una soluzione $\frac{1}{2}$ N di cloruro di sodio.

p. 22. Perchè la parte centrale isolata delle meduse non pulsa nell'acqua di mare?

Recenti esperienze fatte sulla *Polyorchis*, una Medusa del Pacifico, dimostrano che si deve principal-

mente alla presenza di ioni o di combinazioni di magnesio, se la parte centrale dell'ombrella di quella Medusa non pulsa spontaneamente nell'acqua di mare. Se si prepara una miscela di cloruro di sodio, cloruro di potassio e cloruro di calcio in soluzione nelle proporzioni, con cui questi tre sali si trovano nell'acqua di mare, i centri isolati della Polyorchis pulseranno in tale miscela. Ma se vi si aggiunge cloruro di magnesio, nella proporzione con cui questo sale si trova nell'acqua di mare, i centri isolati cesseranno di contrarsi ritmicamente. Può darsi che nel caso del Gonionemus sia anche il magnesio che impedisce le contrazioni spontanee del centro isolato. (LOEB, *The stimulating and Inhibitory Effects of Magnesium and Calcium upon Rhythmical Contractions of Jelly fish (Polyorchis)*. In *Journal of Biological Chemistry*. Vol. II p. 427 1906 e *Dynamics of Living Matter* p. 90 e segg.).

p. 25. ORIGINE CHIMICA DELLE CONTRAZIONI RITMICHE.

L'origine chimica delle pulsazioni cardiache è confermata da recenti ricerche fatte nel mio laboratorio dal Sig. Snyder e dal Sig. Robertson sul coefficiente di temperatura della pulsazione cardiaca. Il van't Hoff e l'Arrhenius hanno mostrato essere caratteri-

stico delle reazioni chimiche di aumentar di velocità almeno del doppio o del triplo per un innalzamento di temperatura di 10.° C.

Se il ritmo del cuore è dovuto a un processo chimico che avviene nei ganglii o nel muscolo, dobbiamo aspettarci che per ogni 10 gradi d'innalzamento della temperatura, esso sarà raddoppiato. A mia richiesta il Sig. Snyder intraprese esperimenti su lembi del ventricolo del cuore di tartaruga. Egli trovò, infatti, che fra i limiti di temperatura fra 5.° e 30.° C. il numero di battiti del cuore raddoppia quasi per ogni innalzamento di 10.° C. I lembi di ventricolo erano tenuti in una camera umida immersa a sua volta in un bagno d'acqua a temperatura costante; le contrazioni erano registrate nel modo solito. Darò qui, come esempio, le registrazioni di sei esperimenti.

I cuori di sei testuggini furono messi in camere umide tenute a temperatura costante per due ore e quaranta minuti. Due lembi furono tenuti a una temperatura di 10.° C, due a 20.° e due a 30.° Il numero mèdio di pulsazioni venne determinato ogni cinque o dieci minuti. La colonna verticale di sinistra della seguente tabella dà il tempo in minuti, le altre colonne dànno i numeri medii di pulsazioni per ogni cuore per quel dato tempo.

Tempo in	T = 10°		T = 20°		T = 30°	
minuti	Cuore 1	Cuore 2	Cuore 3	Cuore 4	Cuore 5	Cuore 6
5	9.5	9.5	21.5	21	48	48
10	7	9	21	24	48	44
15	6.7	8.7	19	18	48	40
20	7	8.2	19	16.5	41	
30	7	7	16	14		
40	6.5	7.9	15.5	15.5		
50	6.5	7.9	13.5	16		
60	6.2	7.4	13	15		
80	6.2	6.8	11	14.5		
100	6.5	7.1	10	10		
120	6.4	6.6	8	10		
140	6.5	6	8	9		
160	6.5	5.9	7.6	9		

Altri esperimenti dettero risultati simili.

Il Robertson eseguì una serie d' esperimenti sull'influenza della temperatura sul ritmo cardiaco della Ceriodaphnia. L'animale, dopo essere stato lavato con acqua della condottura, veniva portato in una goccia della stessa acqua nella depressione della lastra di vetro d'una camera a gas di Engelmann, in cui la temperatura veniva regolata da una corrente d'acqua calda o fredda. Nella camera pescava un termometro il cui bulbo era collocato proprio al disotto della depressione in cui era la dafnia. Si lasciavano passare alcuni minuti prima di cominciare a registrare il ritmo cardiaco affinchè l' animaletto avesse presa la stessa temperatura del bulbo del termometro. La

media di 27 determinazioni fu 2,03 pel coefficiente: $\frac{\text{ritmo a Tn} + 10^\circ}{\text{ritmo a Tn}}$. Riferisco qui appresso un esperimento tipico:

ESPERIMENTO 7.

Temperatura	Pulsazioni a secondo
11°	1.64
15°	2.38
17°	2.63
19°	2.98
21°	4.53
21°	4.55
21°	4.48
25°	5.33
27°	5.4
29°	5.15

$\frac{\text{Ritmo medio a } 21^\circ}{\text{Ritmo a } 11^\circ} = 2.76$ $\frac{\text{Ritmo a } 25^\circ}{\text{Ritmo a } 15^\circ} = 2.24$

$\frac{\text{Ritmo a } 27^\circ}{\text{Ritmo a } 17^\circ} = 2.05$ $\frac{\text{Ritmo a } 29^\circ}{\text{Ritmo a } 19^\circ} = 2.06$

p. 45. PARTE CHE HA LA DISPOSIZIONE DEI MUSCOLI NEL CARATTERE DEI RIFLESSI.

Il Magnus ha mosso l'obiezione che, dopo l'asportazione del ganglio della Ciona, la stimolazione meccanica produca soltanto effetti locali. Quest'obiezio-

ne non ha nulla che fare col nostro intento. Io mi proponevo di far vedere che il *carattere di finalità* proprio della reazione della Ciona non dipende dal ganglio, e non può perciò ritenersi come un ricordo di esperienze precedenti come vogliono taluni psicologi; ma che esso dipende dalla disposizione delle fibre muscolari nei sifoni. L'essenziale è che la Ciona chiude i suoi sifoni in seguito allo stimolo con o senza ganglio. Poco monta se lo stimolo in questo caso si propaghi direttamente da elemento muscolare a elemento muscolare o se cammini lungo fibre nervose.

p. 84. Desidero a questo proposito richiamare l'attenzione sulle estese e belle ricerche del v. Uexküll sui riflessi degli Echinodermi *(Zeitschrift für Biologie).*

p. 134. Il centro respiratorio del midollo allungato.

L'idea che il centro respiratorio del midollo allungato dei Vertebrati consista in ganglii segmentali corrispondenti a organi respiratori embrionali è sostenuta dalle ricerche di C. J. Herrick (*Journ. of. Comp. Neurology* vol. 9 p. 153, 1899); il quale ha dimostrato che i ganglii respiratorii del midollo allungato degli animali a sangue caldo sono omolo-

ghi, se non identici, ai ganglii segmentali del lobus vagi deputati all' innervazione delle branchie dei pesci. Le branchie esistono solo transitoriamente durante la vita embrionale dei mammiferi, ma i ganglii segmentali sembra che persistano e continuino a manifestare la loro azione automatica, durante tutta la vita.

L'azione respiratoria automatica s'inizia nel ganglio segmentale anteriore (come nel Limulus) e questa è forse la ragione dell'arrestarsi della respirazione quando il midollo spinale vien reciso al disotto e in prossimità del midollo allungato. Se così è, potrebbe ammettersi necessaria, per l'azione automatica dei ganglii respiratori costali, una qualità di sangue diversa da quella richiesta per il funzionamento dei ganglii branchiali del midollo allungato.

Con tale ipotesi la teoria dei ganglii respiratori si metterebbe in armonia con le osservazioni fatte sui centri isolati delle Meduse o sui ventricoli del cuore. Questa ipotesi ci dispensa anche dall' ammettere gli « effetti di *choc* », i quali sono ipotetici e molto equivoci.

p. 174. Catene di riflessi e teoria segmentale.

Queste catene di riflessi o riflessi concatenati mettono anche bene in evidenza il carattere segmentale

delle reazioni animali. Nell'esempio citato nel testo i successivi riflessi della catena si producono in segmenti successivi.

p. 236, § 8. ELIOTROPISMO POSITIVO PRODOTTO DA ACIDI, SPECIALMENTE DA CO^2.

Ho potuto recentemente constatare che tracce d'un acido, specialmente d' anidride carbonica, rendono i Crostacei d'acqua dolce positivamente eliotropici. Ciò fu osservato in alcuni Copepodi, in varie specie di Daphnia e nel Gammarus, non che in un'alga, il Volvox, vivente nel medesimo stagno. Questo fatto costituisce un'altra prova dell'identità della reazione eliotropica negli animali e nelle piante. Siccome negli organismi la produzione di acido è un fenomeno normale, e siccome la quantità d'acido prodotto nell'unità di tempo varia nello stesso animale pel variar di certe condizioni, cominciamo a intendere la ragione per cui un animale o una pianta è talora più positivamente eliotropico e talora meno (LOEB, *Ueber di Erregung von positiven Heliotropismus durch Säure besonders Kohlensäuren.* In *Pflüger's Archiv,* vol. 115, p. 564, 1906).

p. 241. LA MORTE APPARENTE NEI RAGNI.

Un grazioso esempio del carattere segmentale d'un istinto misterioso ci è dato da una ricerca di T. B·

Robertson sulla morte simulata dei ragni. L'*Epeira producta* (Koch), un ragno grosso e attivo, è molto comune in Australia dove tesse ampie tele fra i rami degli eucalipti e d'altri alberi. Se si scotono o si battono i rami, il ragno immediatamente « fa il morto », ritirando le gambe contro il corpo, così che soltanto le anteriori sporgono un poco oltre il capo, il quale a sua volta è retratto sotto l'addome. Il Robertson ha constatato che questo riflesso di « morte apparente » avviene senza la partecipazione dei nervi addominali e, nell'*Epeira producta*, può essere eseguito, sebbene un po' diversamente, dai soli ganglii del torace, o anche dai ganglii di due soli segmenti anteriori o posteriori del torace. Se si picchia vivamente sul dorso e sul ventre d'un ragno decapitato (cioè senza ganglio sopraesofageo nè sottoesofageo), le gambe vengono ritirate contro i lati del corpo con una serie di scosse, e, sebbene la reazione avvenga più lentamente che non nell'animale intatto, pure essa è quasi completa.

In un'altra specie, *Amaurobius*, si ebbero risultati simili, mentre in una terza, *Celaenia excavata*, in cui la posizione di « morte simulata » è la normale, si ottennero risultati alquanto diversi per i quali rimando al lavoro originale (ROBERTSON, *Journal of Physiology*. Vol. 31, p. 411. 1904).

p. 248. La costituzione del sangue causa della secrezione del latte.

Se ben ricordo, lo Starling ha dimostrato di recente che le glandule mammarie d'un coniglio si possono far crescere iniettando nell'animale un estratto d'embrione.

p. 249. I nervi e la rigenerazione.

Nel mio recente libro sulla « Dinamica della materia vivente » (pagg. 13 e segg.), ho citato varii fatti che depongono a favore dell'influenza dei nervi sulla rigenerazione.

p. 257. Ripeto ancora una volta che la parola memoria è qui usata in senso puramente fisico per significare una forma di effetto postumo come quello noto ai fisici nei fenomeni dell'elasticità. In fisica a tale effetto postumo si dà il nome d'isteresi; e sarebbe forse opportuno di usare l'espressione « isteresi associativa » invece di « memoria associativa ».

p. 292. Intorno al carattere ereditario dei riflessi visivi.

W. E. Garrey ha fatta un'interessantissima osservazione sui riflessi visivi d'una specie di pesce (Spinarello, *Gasterosteus bispinosus*). Se in un acquario si trovano molti di questi pesci, essi nuotano tutti

nella stessa direzione. Quando un oggetto si muove in una certa direzione lungo l'acquario, si vedranno i pesci nuotare parallelamente ma in senso opposto all'oggetto in movimento. « Il fenomeno non cambia se l'oggetto in movimento si trova innanzi o dietro ai pesci; l'orientazione di questi è sempre la stessa. Nel primo caso, essi si muovono parallelamente e verso l'oggetto, nel secondo, allontanandosene. (W. E. GARREY In *Biological Bulletin*, vol. 8, p. 79, 1905).

p. 332. DUBBII SULLA IRRITABILITÀ DELLA SOSTANZA GRIGIA DEGLI EMISFERI CEREBRALI PER LA CORRENTE ELETTRICA.

Non ho preso in esame in questo libro la questione dell'irritabilità della corteccia cerebrale. Il Goltz vide che la stimolazione meccanica dell'area motrice corticale non provocava movimenti, laddove, quando si stimola la sostanza bianca della corona radiata, si producono sùbito movimenti delle gambe e di altre parti del corpo. Mi è spesso occorso di dover confermare quest'osservazione nei miei esperimenti. Si ammette generalmente che, quando si stimola elettricamente la superficie della corteccia, la sostanza grigia sia la sede della stimolazione. È tuttavia impossibile di escludere che gli effetti delle linee di

corrente arrivino alla sostanza bianca sottoposta e lo Schaefer ha fatto notare che, quanto più spessa è la corteccia, tanto più intensa dev'essere la corrente per provocare i movimenti. È infatti necessaria una corrente di maggiore intensità per produrre movimenti stimolando la superficie dell'area motrice del cervello d'un uomo o d'una scimmia superiore che per ottenere lo stesso effetto negli animali inferiori. Nei miei esperimenti intorno agli effetti dei sali sulla stimolazione dei nervi, ho trovato che sono energici stimolanti quei sali che precipitano il calcio o il magnesio o che diminuiscono la concentrazione dei ioni liberi di quei metalli, quali gli ossalati, i citrati, i fosfati, i carbonati, i fluoruri 1) laddove i sali come il cloruro di sodio o quello di litio non producono nessuna contrazione muscolare sempre che se ne applichino soluzioni isotoniche sul nervo.

D'altra parte i sali di Mg e di Ca diminuiscono l'irritabilità del nervo (*Journal of Physiology*, vol. 5, p. 362, 1901; *Studies in general Physiology* vol. II, 692,1905). Ho fatto osservare che in questo fenomeno troviamo una possibile spiegazione degli effetti sti-

1) L'importanza e la funzione dei precipitanti del calcio sono state anche osservate nelle numerose e pregevoli ricerche del Sabbattani e della sua scuola.

molanti della corrente galvanica. Gli effetti della stimolazione elettrica son dovuti a un cambiamento di concentrazione dei ioni agli elettrodi (si vegga *Dynamics of living Matter*, p. 99 a 102). Se facciamo passare una corrente costante attraverso un nervo, l'irritabilità di questo aumenta al catodo e diminuisce all'anodo. Inoltre, alla chiusura della corrente, lo stimolo avviene al catodo e all'apertura si manifesta all'anodo. Un anno fa ho messo in rilievo che la corrente deve produrre un cambiamento nella concentrazione dei ioni liberi di calcio e di magnesio agli elettrodi e che così possiamo spiegare gli effetti polari della corrente. Questi cambiamenti nella concentrazione dei ioni di calcio e di magnesio son dovuti alla differenza di velocità con cui si muovono i varii anioni. Quando una corrente costante attraversa un nervo, gli anioni migrano dal catodo all'anodo.

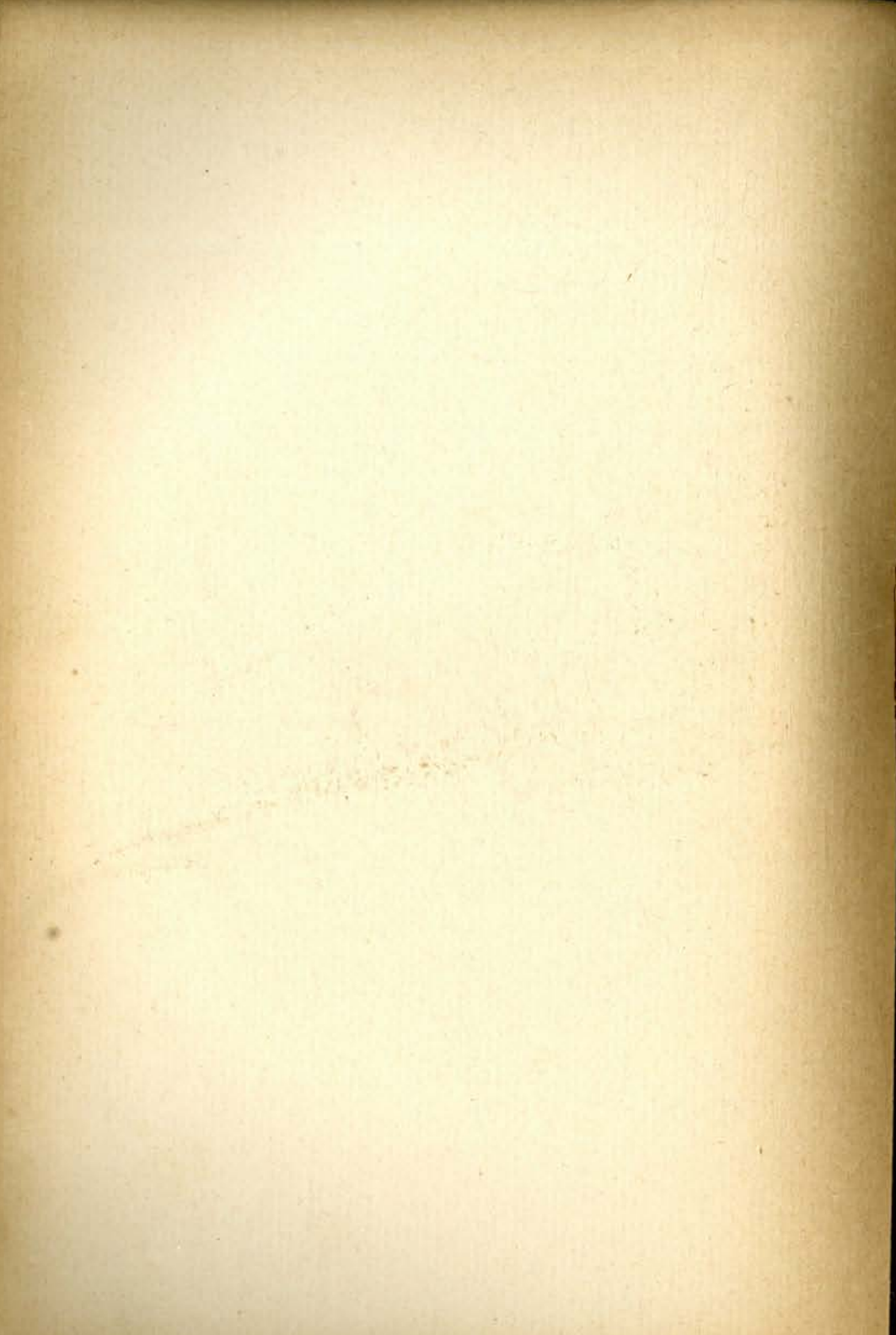
Siccome i ioni di cloro si muovono molto più velocemente che non gli anioni organici quali oleati, stearati, palmitati ed altri, ne consegue che al catodo vi è un aumento relativo nella concentrazione dei ioni più lenti, o anioni organici (p. es. oleati) e una diminuzione nella concentrazione dei ioni di cloro più rapidi. Essendo i cloruri di calcio e di magnesio più solubili e più dissociati degli oleati, stearati

e altri sali organici di calcio e di magnesio, dovrà diminuire la concentrazione dei ioni liberi di calcio e di magnesio nel nervo in vicinanza del catodo. Il cambiamento sarà dunque ivi quale sarebbe se si mettesse il nervo in una soluzione di citrato o di ossalato di sodio. All'anodo aumenterà invece la concentrazione relativa dei ioni di cloro e quindi anche quella dei ioni liberi di calcio e di magnesio e diminuirà l'irritabilità (LOEB, *University of California Publications*, vol. 3, p. 9. 1905, e *Pflüger's Archiv*, vol. 116, 1907). Per mio suggerimento il Dr. S.S. Maxwell analizzò l'effetto dei sali, che precipitano il calcio e il magnesio, sulla superficie della sostanza grigia degli emisferi cerebrali. Egli trovò che soluzioni isotoniche di citrati, ossalati e altri precipitanti del calcio non producono nessun effetto immediato, se applicati sulla sostanza grigia degli emisferi, mentre producono un effetto immediato se messi a contatto della sostanza bianca. (S. S. MAXWELL, *Chemical Stimulation of the motor areas of the cerebral hemispheres*. In *The Journal of Biological Chemistry*, vol. II, p. 183, 1906).

p. 358. EFFETTI DELLA PRESSIONE STATICA SUI PROCESSI MENTALI SIMULTANEI.

Sono propenso a credere che questi risultati deb-

bano probabilmente attribuirsi all'azione della pressione sulla circolazione cerebrale. Quando facciamo subitaneamente uno sforzo muscolare massimo, noi ritardiamo l'afflusso del sangue venoso nella cavità toracica e produciamo quindi una stasi sanguigna nel cervello. Ne deve conseguire un aumento della pressione intracranica e anche una diminuzione della tensione dell' ossigeno e un aumento di quella dell'anidride carbonica nel cervello. È possibile che a una di queste condizioni o a tutte e due si debbano i fatti descritti nel testo.

FINE.

INDICE ALFABETICO

(I numeri, che seguono le parole, si riferiscono alle pagine del testo. Gli asterischi rimandano alle note a piè di pagina).

* Nelle gambe dei granchi, nella coda delle lacerte e in altri casi, uno stimolo brusco di pressione determina in dati punti una contrazione spasmodica di certi muscoli, la quale provoca la rottura della parte stimolata, che l'animale può così abbandonare, mettendosi in salvo. A questo curioso fenomeno si dà il nome di autotomia.

---

* L'esperimento cui si allude è questo: se si sospende verticalmente per la testa una rana cui sia stato tagliato il midollo spinale a metà altezza, per paralizzare i movimenti volontari, e reciso il plesso lombare di un lato; la gamba di questo lato resta distesa coi muscoli rilasciati, l'altra, in cui l'innervazione è integra, presenta una leggera flessione dovuta al tòno dei muscoli.

** Laura Dewey Bridgman (n. 1829, m. 1889), nata cieca e sordomuta, educata nell'Istituto pei ciechi di Boston, rappresenta uno degli esempi più notevoli della possibilità di un alto grado di sviluppo mentale col solo sussidio del senso tattile e di quello muscolare.

Altro caso si è avuto di recente nella Helen Keller (n. 1880) divenuta una nota scrittrice, di cui l'interessantissima autobiografia ha avuta nel 1905 la 14ª edizione tedesca.

---

* Aree entro le quali due punte sono percepite come una sola sulla nostra pelle. Sulla punta della lingua la percezione di due punte si ha quando queste distano di mm. 1 almeno. Sulla punta del naso le punte debbono distare di mm. 6,8.

** La corda del timpano è un ramo del nervo faciale dal quale vengono innervate le glandule salivari sottomascellari e sottolinguali. La stimolazione della corda del timpano provoca secrezione di saliva.

* Rigenerazione d'una parte diversa da quella asportata. P. es. se si recide il peduncolo ottico d'un Granchio, in certi casi si sviluppa al suo posto un'antenna.

** Ho tradotto con questa parola, tanto *butterfly*, quanto *moth*, che significa propriamente tignuola.

---

* Col nome di *ioni*, dovuto al Faraday, s'intendono particelle cariche d'elettricità nelle quali si scinde la molecola d'un elettrolito attraversato da una corrente elettrica. Gli elettroliti sono composti chimici (sali, acidi, basi) che, allo stato di fusione o di soluzione, lasciano passare la corrente elettrica e vengono da questa dissociati nei loro costituenti. A questa dissociazione si dà il nome di *elettrolisi*.

Vi sono buone ragioni per ammettere che nelle soluzioni acquose degli elettroliti, un certo numero di molecole si trova sempre scisso in ioni liberi. Quando passa la corrente, i ioni positivi vanno al polo negativo, o catodo, e si dicono perciò *cationi;* quelli negativi si raccolgono al polo positivo, o

---

anodo, e si dicono *anioni*. Il cloruro di sodio, in soluzione p. es., vien dissociato dalla corrente in *cationi* di sodio e *anioni* di cloro. Non si debbono confondere i ioni con gli atomi. L'idrato di sodio, NaOH, p.es., vien dissociato dalla corrente in *cationi* di sodio e *anioni* ossidrilici OH. Il solfato di zinco, Zn SO_4 in *cationi* di Zn e anioni SO_4 (radicale acido).

* I fisici parlano d' «isteresi elastica» e d' «isteresi magnetica». Due esempi faranno capire in che cosa consista il fenomeno dell' «isteresi». Si sa che un corpo elastico, entro certi limiti, sotto l'azione d'una forza, si deforma di una quantità proporzionale al valore della forza. Se, p. es. una corda elastica, di lunghezza L, fissata a un estremo, viene stirata sospendendo dei pesi all'altro estremo, essa si allungherà di quantità l, 2l, 3l, ecc. per pesi p, 2p, 3p, ecc. Ora, se si va diminuendo il peso, la corda si andrà raccorciando; ma le lunghezze che acquisterà non saranno più eguali a quelle che aveva precedentemente acquistate nell'allungarsi per dati valori del peso, sibbene un poco maggiori; per un peso p, invece di una lunghezza L + l, si troverà una lunghezza L + (l + d) in cui d è una quantità positiva. Per conseguenza la corda non ritornerà mai alla primitiva lunghezza quando l'azione sarà cessata. Può dirsi che l'effetto del peso lasci una traccia quando l'azione di esso è finita.

Fenomeno analogo è quello dell'isteresi magnetica. Se mediante una corrente elettrica si magnetizza una sbarra di ferro o d'acciaio, il valore dell' intensità della magnetizzazione di questa aumenta al crescere dell'intensità della corrente. Ma se poi l'intensità della corrente va gradatamente scemando, i valori della magnetizzazione, misurati per dati valori dell'intensità della corrente, sono un poco maggiori di quelli acquistati durante la primitiva magnetizzazione; anche in questo caso potremmo dire che la corrente lascia sulla sbarra d'acciaio un effetto postumo. Così accade che un magnete artificiale porta sempre le tracce di ogni magnetizzazione subìta e non riesce mai a smagnetizzarsi completamente. Il suo stato magnetico attuale corrisponde alla sua 'storia' precedente.

L' «isteresi» dei colloidi consiste nel fatto che in una soluzione d'un colloide, dopo un tempo più o meno lungo, il colloide spontaneamente va precipitandosi, come farebbe, molto più rapidamente, se alla soluzione s'aggiungesse una certa quantità d'elettrolito; ciò si ascrive a lievissime tracce d'elettroliti che inquinano la soluzione colloidale e ne provocano la precipitazione dopo un certo tempo. Si suol dire che la soluzione colloidale 'invecchia'.

* Cellula nervosa (ganglionare) con tutti i suoi prolungamenti, e il nervo che ne parte fino alla sua terminazione. Ritenuto da molti istologi e fisiologi quale unità morfologica (e fisiologica) del tessuto nervoso.

* Intreccio (o reticolato ?) di fibrille nervose, che forma gran parte dei ganglii.

* Sono quelle che hanno la stessa pressione osmotica. Sebbene per gli elettroliti (v. Ioni) ciò non sia esattamente vero, si può dire, in generale, che soluzioni isotoniche contengono lo stesso numero di molecole disciolte, sono cioè equimolecolari. Soluzione *N* significa una soluzione che contiene un numero di grammi di sostanza disciolta in 1 litro d'acqua (distillata) eguale al peso molecolare del corpo disciolto. Una soluzione *N* di cloruro di sodio (Na Cl) o sal di cucina ne contiene grammi 58, 5, essendo 58, 5, il p. m. del sale; una soluzione $\frac{5}{8}$ N. ne conterrà dunque 36,5 $^0/_{00}$ o 3, 65 $^0/_0$ ciò che corrisponde presso a poco alla salsedine dell'Oceano.

* Significa il valore minimo dello stimolo necessario perchè si produca la reazione.

INDICE DELLE FIGURE NEL TESTO.

L'INDAGINE MODERNA

Questa raccolta comprenderà pubblicazioni riguardanti quanto di più recente abbia prodotto l'intelletto umano nel campo della conoscenza. Non opere speciali utili soltanto ai professionisti della scienza, non ricerche analitiche superflue pei profani, ma l'esposizione di queste, fatta da autori di fama mondiale: tale il programma de

L'INDAGINE MODERNA

Essa si presenta al pubblico coi seguenti nomi:

A. R. Wallace

Hugo De Vries

A. H. Haddon

Jacques Loeb

Felice Tocco

W. Windelband

Ernesto Lugaro

W. C. D. Whetham

L'INDAGINE MODERNA

non è soltanto limitata agli argomenti puramente scientifici: il pensiero umano può rivelarsi sotto altri aspetti non meno importanti che dallo stretto carattere scien-

Jacques Loeb